



# ORGAANILISE VORMI TEOORIA

Tartu 1984

EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA  
EESTI LOODUSEUURIJATE SELTS  
TEOREETILISE BIOLOOGIA SEKTSIOON  
TARTU RIIKLIK ULIKOOL  
UTU TEOREETILISE BIOLOOGIA RING  
ZOOLOOGIA JA BOTAANIKA INSTITUUT

ORGAANILISE VORMI TEOORIA

X teoreetilise bioloogia kevadkool

7.-9. mai 1984.a.

T e e s i d

T a r t u 1984

Toimetuse kolleegium:

Helle Kikas

Kalevi Kull

Tõnu Oja (vastutav toimetaja)

Tiit Paaver

Urmas Sutrop

Kaas: Tõnu Oja

#### EELMISED TEOREETILISE BIOLOOGIA KEVADKOOLID:

- I - Rutja 8.-10. mai 1975
- II - BIOSÜSTEEMIDE EVOLUTSIOONI TEOORIA -  
Rutja 7.-9. mai 1976
- III - ORGANISMI TEOORIA, pühendatud J. v. Uexküllile -  
Puhtu 6.-9. mai 1977
- IV - TEOORIA JA SPEKULATSIOONID MOLEKULAARBIOLOOGIAS -  
Tipu 6.-9. mai 1978
- V - KASVU TEOORIA - Simisalu 11.-14. mai 1979
- VI - ELU RÜTMID - Muuksi 8.-11. mai 1980
- VII - Järvselja 8. - 11. mai 1981
- VIII - KÄITUMISE TEOORIA - Puhtu 6.-9. mai 1982
- IX - RAKU TEOORIA - Haeska 6.-9. mai 1983

## TESSONA

Elunähtuste mõistmisele on püütud jõuda mitmeid teid mööda, pöörates tähelepanu eluprotsessi erinevatele tahkudele. Üks klassikalisemaid ja ühtlasi kesksamaid käsitlusi bioloogias lähtub morfoloogiast, peab tähtsaks orgaanilist vormi. Teoreetilise bioloogia arenguks on oluline pöörata tähelepanu fundamentaalsele ja Vormi aspekt on eluteaduses selline. Seetõttu on juubelikevadmool pühendatud orgaanilise vormi teooriale - teoreetilistele küsimustele morfoloogias ja morfogeneesi vallas.

Käesolevasse kogumikku on koondatud kõik kümnendale teoreetilise bioloogia kevadmoolile esitatud ettekannete teesid. Kahtlemata ei hõlma esitatav valimik kogu orgaanilise vormiga seotud probleemistikku, kuid peegeldab ulatuslikku huvi asja vastu ja annab ehk teatud ülevaate, millega selles valdkonnas Eestis parajasti tegeldakse. Laiendamaks kooli ja selle kogumiku haardeulatust, on käesolevasse lisatud Leningradi spetsialisti S. Tšebanovi koostatud vormi ja morfoloogia käsitus vene keeles.

Teeside toimetamisel on täielikult säilitatud autori seisukohti ja esitusviisi. Võimalikele küsitavustele tekstis anavad autorid seletust oma ettekannetes.

# S I S U

M. Viikmaa	Bioloogilise organisatsiooni tüübid ja tasemed	6
K. Kull	Teoreetilisi ülesandeid morfoloogias	11
P. Veromann	Morfoloogia põhimõistete kujunemisest	14
A. Palumaa	Küsitavaks orgaaniline vorm	19
S. Tšebanov	Ettekujutus vormist loodusteadustes ja üldise morfoloogia alused (vene k.)	25
I. Puura	Morfomeetiline analüüs paleontoloogias	41
R. Mänd	Populatsioonimorfoloogia ja ökoloogia: seoseid & metodoloogilisi probleeme	52
T. Frey	Ökomorfoloogiast ja ökoloogilisest geneetikast	58
M. Rimmel	Baeri paradigma, ehk kas morfogeneesi refleksioon peab järgima morfogeneesi omaaega?	62
T. Tiivel	Organismide piiristamise morfoloogilistest kriteeriumidest	73
M. Liidja	Sarnasusteooria rakendustest bioloogias	77
J.T. Teevet	Orgaanilise vormi sümmeetriaefenomenist struktuursusprintsipi valguses	84
V. Reeben	Algebraaliste võrrandite lahendamise strateegiat kui teoreetilise bioloogia ühest võimalikust alusest	94
T. Bachmann	Vormi mikrogenees nägemistajus	104
U. Sutrop	Taimede bakttersõlmed	108
H. Kallak	Taimede morfogeneesi modelleerimisest in vitro	112
J. Frey	Lehtede fenotüüpilist muutlikkust põhjendavad morfogeneesi kontseptsioonid	118
Ü. Kollist	Taime juure morfogeneesi mõningaid aspekte	128
K. Lõhmus, R. Lasn	Mariliku kuuse juurekava ökomorfoloogiline analüüs	130
K. Möller, A. Läänelaid, V. Reeben	Männi ja lehise kõrguskasvu kõverate matemaatilisest kirjeldamisest ning selle kirjelduse võimalikust seostatusest okaspuude juures täheldatavate vormidega	135
R. Sikut	Antigeen H-Y kui morfogeneesi induktor	145
S. Veroman	Normaalsest ja patoloogilisest silmaläätsest	148
A.J. Martin	Sipelgapesade vormi ja kuju mitmekesisus, adaptiivsus ökoloogilistele tingimustele ning seos pesade soojusrežiimiga	156
T. Oja	Elu vormi teooria	165

## A U T O R I D

- |                      |   |
|----------------------|---|
| Talis Bachmann       | - TRÜ loogika ja psühholoogia kateeder, varemõpetaja, psühholoogiakandidaat |
| Jane Frey            | - TRÜ ökosüsteemide labor, vanemteadur, biol. kand.                         |
| Toomas Frey          | - TRÜ ökosüsteemide labor, juhataja, prof., biol. dr.                       |
| Henni Kallak         | - TRÜ geneetika ja tsütoloogia kateeder, dotsent, biol. kand.               |
| Ülle Kollist         | - TA EBI viroloogia sektor, nooremteadur                                    |
| Kalevi Kull          | - TA ZBI taimede ökofüsioloogia labor, juhataja, nooremteadur               |
| Rein Lasn            | - TRÜ ökosüsteemide labor, juhtiv insener                                   |
| Maret Liidja         | - Rakendusgeofüüsika instituut, Läänemere osakond, insener                  |
| Krista Lõhmus        | - TRÜ ökosüsteemide labor, vanemteadur                                      |
| Alar Läänelaid       | - TRÜ taimesüstemaatika ja geobotaanika kateeder, assistent, biol. kand.    |
| Ants-Johannes Martin | - TA ZBI evolutsiooniprobleemide sektor, nooremteadur                       |
| Raivo Mänd           | - TA ZBI evolutsiooniprobleemide sektor, nooremteadur                       |
| Kadri Möller         | - TRÜ bioloogia I kursus, üliõpilane  |
| Tõnu Oja             | - TA ZBI matemaatilise ökoloogia rühm, vanemteadur                          |
| Aigar Palumaa        | - TA ZBI evolutsiooniprobleemide sektor, insener                            |
| Ivar Puura           | - TA GI biostratigraafia sektor, insener                                    |
| Vello Reeben         | - TRÜ biofüüsika labor, vanemteadur   |
| Maie Rimmel          | - TA AI kultuuriloo ja etnograafia sektor, vanemteadur, biol. kand.         |
| Rein Sikut           | - TRÜ bioloogia III kursus, üliõpilane                                      |
| Urmas Sutrop         | - TRÜ bioloogia V kursus, üliõpilane  |
| John-Tagore Teevet   | - Juhtimissüsteemide PKB, juhtiv insener                                    |
| Toomas Tiivel        | - TA EBI viroloogia sektor, nooremteadur                                    |
| Sergei Tšebanov      | - Leningradi RÜ, Maakoore TUI, kristallogeneesi labor, insener              |
| Peeter Veromann      | - TRÜ bioloogia III kursus, üliõpilane                                      |
| Siiri Veroman        | - TRÜ ÜMPI geneetika ja biotehnoloogia osakond, vanemteadur                 |
| Mart Viikmaa         | - TRÜ ÜMPI geneetika ja biotehnoloogia osakond, vanemteadur                 |

Bioloogilise organisatsiooni tüübid ja tasemed  
Mart Viikmaa

Orgaanilised vormid on bioloogilise organisatsiooni (struktureerituse) väljendus ja evolutsiooni tagajärg. Biosüsteemide mitmekesisus, hierarhilisus ja evolutsiooniline täiustumine on sundinud otsima printsiipe, mis võimaldaksid eristada elu organiseerituse tasemeid. 1917. a. formuleeris USA teadlane H. C. Brown elusa struktuuritasemete mõiste /1/. Sellest peale on paljud autorid eritlenud mitmesuguseid biosüsteemide struktuuritasemeid, mis kõige tuntumal kujul esitatakse lineaarses hierarhiajärjestuses: (makro) molekulaarne, organoidne (=subtsellulaarne), rakuline, koeline, organiline, organsüsteemne, organismiline, populatsiooniline, liiline, bio(geo)tsönootiline, biosfääriline. Mõnikord tõstetakse sellest reast esile põhitasemed, milleks on enamasti need, mis on alla joonitud.

Tihti nimetatakse neid tasemeid ka organisatsiooni- või integratsioonitasemeteks. Ühtlasi peetakse seda rida elu evolutsiooni väljenduseks lihtsamalt keerulisemale, madalamalt kõrgemale tasemele, mistõttu samastatakse see evolutsioonitasemete reaga /2/.

Selline astmestik on aga oma olemuselt vastuoluline, nagu on selgelt näidanud K. M. Zavadski: selles lineaarses järjestuses on lülid, mis tegelikult kuuluvad erinevatesse looduslikesse jadadesse /4/.

Milles on peamised vead?

1) Rakk ja organism on lahutatud eri tasemeteks. See tähendaks organismiks tunnustada üksnes hulkrakseid organisme, või vastupidi, rakud eksisteerivad ainult hulkrakses organismis.

2) See astmejada sisaldab erikvaliteetseid liikmeid, millest ühed eksisteerivad ka autonoomselt reprodutseeruvate, levivate ja evolutsioneeruvate süsteemidena (rakud, organismid), teised on aga tekkinud ja eksisteerivad ainult allsüsteemidena ega oma vastavaid autonoomsusi (koed, organid).

3) Osa tasemeid moodustab tõepoolest järjestikuste evolutsiooniastmete rea, näiteks makromolekulid, ainuraksed



ja hulkraksed organismid, või rakuline, koeline ja organiline tase hulkraksetes organismides. Kuid organisme, populatsioone, liike, biotsünoose ei saa kuidagi sellise evolutsioonilise järjestusena käsitada.

Viimase paari aastakümne jooksul on mitmed nõukogude teadlased püüdnud neid puudusi ületada ja luua biosüsteemide loomulikku hierarhiat.

Üheks teeks on olnud katse eraldada peamised struktuuritasemed, mis vastaksid progressiivse evolutsiooni põhiastmetele. Nii näiteks eritlesid M. F. Vedenov jt. /2/ 4 sellist põhitaset: iseorganiseeruvad makromolekulaarkompleksid -- rakud (ainuraksete organismidena) -- hulkraksed organismid (loomad) -- perekondlik-karjalised rühmad. Populatsioon, liike, biotsünoose peavad need autorid mingiteks "läbivateks" organisatsioonivormideks, mis ilmnevad kõigil põhitasemeil; neid ei saa elu struktuuri- ja evolutsioonitasemete ritta lülitada. Sellest nähtub nende käsituse puudulikkus: ka viimastel biosüsteemidel on eristatavad struktuuritasemed ja ka need organisatsioonivormid evolutsioneeruvad.

Teiseks teeks on olnud püüe jagada eespool vaadatud lineaarne struktuuritasemete jada mitmeks erikvaliteediliseks jadade süsteemiks. Üheks selliseks näiteks on A. D. Zamorski uurimus /5/, mille kohaselt biosüsteemide struktuuritasemed jaotatakse kolme süsteemi (e. tasemete ritta):

<u>Tasemerida:</u>	<u>Struktuuritasemed:</u>
1) evolutsiooniline	polümeer-ainurakne-hulkrakne-üli- hulkrakne
2) anatoomiline	a) hulkrakne-rakk-polümeer b) ainurakne-polümeer
3) biotsünootiline	organism-populatsioon-liik-biotsü- noos-biosfäär

Selle käsituse peamiseks puuduseks on see, et evolutsiooniline struktuuritasemete rida haarab ainult anatoomilisi ("sisemisi") struktuuritasemeid, kuid mitte biotsünootilisi ("väliseid") tasemeid. Biotsünootiline tasemete süsteem on kõigi organismivormide jaoks ühesugune ega ole ne evolutsioonitasemeist.



Ilmselt on kõige põhjendatum ja loogilisem biosüsteemide organisatsioonitasemete käsitus pärit K.M.Zavadskilt/3, 4/.Selle järgi on biosüsteemides eristatavad 3 hierarhiasüsteemi/4/:

1. Elusa põhilised organisatsioonivormid.

Need on kvalitatiivselt erinevate organisatsiooniprintsiipidega süsteemid, mis moodustavad biosüsteemide primaarse hierarhia. Need vormid kujunesid välja enam-vähem üheaegselt koos elu tekkega.

Sellisteks bioloogilise organisatsiooni põhivormideks on organismiline, populatsioonilis-liigiline, biotsönootiline, biostromaatileine (biosfääriline).

2. Iga organisatsioonivormi evolutsiooniasemed.

3. Iga evolutsiooniaseme struktuurikomponendid ehk -tasemed igas organisatsiooni põhivormis.

Evolutsiooniasemete ja struktuuritasemete analüüsi andis K.M.Zavadski kahe esimese organisatsioonivormi jaoks. Biotsönootilise ja biosfäärilise organisatsioonivormi evolutsiooni- ja struktuuritasemete käsitlemist on arendanud V.Masing/6, 7/, ühtlasi on ta näidanud, et nende hierarhiasüsteemide seoseid on otstarbekas kujutada 3-teljelisel skeemil.

K.M.Zavadski kontseptsiooni rohkete väärtuste kõrval tulevad esile aga ka mõned vaieldavad ja aegunud seisukohad.

1) Biotsönoosi ja biosfääri on raske vaadelda kvalitatiivselt erinevate organisatsioonivormidena. (Vt. näiteks N.V.Timofeeff-Ressovsky jt./8/). Loomulik on käsitada neid ühe süsteemitüübi struktuuritasemetena. Pealegi on vähe usutav, et biosfäär sõna tõelises mõttes (elukond Maa hüdro-, liht-, atmosfääris) kohe elu tekke järel moodustus.

2) Organismilise organisatsioonivormi esimeste evolutsiooniasemete hulgas on K.M.Zavadskil viroidne tähe. Nüüdisbioloogia arusaamade järgi on viiruste käsitlemine organismi üldse ja evolutsioonilises mõttes rakueelse organismivormina eriti enam kui küsitav. Viirused on subvitaalsed bio-

süsteemid, mille päritolu on elutekke suhtes ilmselt sekundaarne. On selge, et organismilise vormi raamesse ei saa lülitada kõiki individuaalseid bioloogilisi objekte.

Neid asjaolusid arvestades on vaja K.M. Zavadski organisatsioonivormide käsitusse teha mõningad korrektiivid. Biosüsteemide organisatsiooni põhivormide (-tüüpide) eristamisel tuleks lähtuda järgmistest kriteeriumidest:

- 1) ruumiline struktuur,
- 2) geneetiline struktuur,
- 3) regulatsiooniprintsiibid,
- 4) suhe peamiste evolutsiooniteguritega.

Nende kriteeriumide alusel on kõige põhjendatum kolme organisatsioonitüübi eristamine:

- indiviidsed süsteemid,
- populatsioonilised süsteemid,
- ökoloogilised süsteemid.

Indiviidsed (indiviiditaolised) süsteemid on konvariant-selt reprodutseeruvad geneetilise info kandjad ja eksponeerijad. Nende süsteemide põhitüübiks on organism (ainu- või hulkrakne, ka nn. üliorganism). Muudest indiviidsetest süsteemidest on tähtsamad molekulaar-geneetilised (subvitaalsed) süsteemid: viirused, viroidid, plasmiidid. Paljude tunnuste poolest (eriti in vitro tingimustes) kuuluvad sellesse süsteemitüüpi ka komplekssete indiviid-süsteemide elemendid (geneetilise autonoomiaga rakuorganellid, hulkrakse rakud).

Populatsioonilised süsteemid -- samaliigiliste infokandjate (indiviidsüsteemide) reproduktsiooni süsteemid. Nende põhitüüpideks on organismipopulatsioonid ja -liigid; peale nende kuuluvad siia viiruste, viroidide ja plasmiidide populatsioonid, raku populatsioonid hulkrakstes organismis ja koe-kultuuris.

Ökoloogilised süsteemid (ökosüsteemid) on eriliigiliste populatsioonide metaboolse ja geneetilise integratsiooni süsteemid, seostussüsteemid reproduktsioonitingimustega, populatsioonide reproduktsiooni kontrolli süsteemid. Ökosüsteemideks on bio(geo)tsünoosid, kuid ka biosfäär tervikuna.

Need bioloogilise organisatsiooni põhitüübid moodusta-

vad biosüsteemide primaarse hierarhiarea.

Kooskõlas K.M.Zavadski ja V.Masingu käsitustega on igal biosüsteemide organisatsioonitüübil eristatavad evolutsiooni- ja struktuuritasemed (sekundaarsed hierarhiaread).

### Kirjandus

1. Brown H.C. Structural levels in scientist's world.-  
Journal of philosophy, 1917, vol.7, p.195
2. Ведынов М.Ф., Кремянский В.И., Шаталов А.Т. Концепция структурных уровней в биологии. В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М., 1972, с.7-70
3. Завадский К.М. Учение о виде. Л., 1961
4. Завадский К.М. Основные формы организации живого и их подразделения. В кн.: Философские проблемы современной биологии. М.-Л., 1966
5. Заморский А.Д. Структурные уровни биологических систем. В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М., 1972, с.332-341
6. Мазинг В.В. Системы биоценотического уровня и их усложнение в эволюции. В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М., 1972, с.349-356
7. Мазинг В.В. Эволюционные ряды надорганизменных структурных уровней. В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с.95-97
8. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969 (1977)

## TEOREETILISI ÜLESANDEID MORFOLOOGIAS

Kalevi Kull

Vorm (μορφή) on Aristotelese järgi asja olemus. Igal asjal on materjal (Aristotelese sõnapruugis - mateeria), ja on vorm. Asja teke tähendab, et mingi materjal saab teatud vormi. Vorm ise seejuures ei teki, tekib vaid asi, mis omab antud vormi /6, lk. 200-201/. Kui I. Kanti aegadel nimetati põhilise kvaliteetidekolmikuna "Stoff, Kraft und Form", siis praegusajal väljendutakse tihtipeale - aine, energia ja informatsioon. "Vorm", nagu näha, on terminisse "informatsioon" täht-tähelt sisse jäänud!

Niisiis, vormiaspekti olulisuses pole erilist alust kahelda. Püüame järgnevalt tutvustada mõningaid bioloogiliselt olulisi ülesandeid, mida saab lahendada või uurida eelkõige teoreetiliste (matemaatiliste) vahenditega.

1. Iga orgaaniline vorm läbib morfogeneesi. Ometi on konkreetseid morfogeneetilisi mehhanisme, mis viivad ühe või teise kuju tekkeni, seniajani tuntud väga ebatäielikult. Enamiku tavaliste kujude (näiteks taimede lehekujude) jaoks ei ole välja pakutud isegi hüpoteese mehhanismile, mis antud kuju võiks genereerida. Seepärast üheks tähtsaks teoreetilise töö ülesandeks praegusaja morfoloogias on välja töötada mõeldavad üksikasjalised mehhanismid, mis üht või teist kuju genereerida võiksid, ja näidata arvutiimitatsioonidel nende mehhanismide võimalikku tööd (enamiku vormide puhul pole see lihtsalt arvutita mõeldav), andes sellega ühtlasi alused vastavate mehhanismide eksperimentaalseks kindlakstegemiseks. Ülevaade praegusaegsetest mudelitest on esitatud töös /3/.

2. Mõnede orgaaniliste vormide huvitavaks omaduseks on nende taastumine peale vigastamist e. morfostaatilisus e. regenereeruvus e. stabiilsus. Klassikaliseks regeneratsiooni alaseks ülesandeks on nn. Prantsuse lipu probleem, milles on vaja leida mehhanism, kus ühesuguse programmiga rakud moodustaksid, algseisule vaatamata, lõpuks alati kolmest erinevast kihist koosneva struktuuri /1/. Üheks seni lõpuni lahendamata ülesandeks on niisuguse mehhanismi väljatöötamine, mis või-

maldab taime kasvukuhikul, vaatamata rakkude pidevale pooldumisele, säilitada oma kuju ja suuruse. Muuhulgas on teoreetiliselt näidatud, et suuruse homeostaas pole paljude mehhanismide puhul üldse võimalik /8/.

3. Kui on välja pakutud mõni konkreetne morfogeneesimehhanism (mudelina), siis saab tema kohta lahendada veel rida huvitavaid teoreetilisi ülesandeid. Näiteks: vaadelda mudelil geneetilise müra mõju lõppvormidele ja võrrelda kõrvalekaldeid sama tüüpi vormi loodusliku varieeruvuse ja evolutsiooniteedega; analüüsida morfogeneesimehhanismi erinevate lülide võimaliku mõjutamise tulemusi täiskasvanud vormile. Lihtsamad seda tüüpi ülesanded (näiteks kui vormi ainult suuruse osas iseloomustatakse) on analüütiliseltki uuritavad /7/.

4. Vormide mõistmiseks on neid muuhulgas kasulik analüüsida ja võrrelda sümmeetriaomaduste seisukohalt ning topoloogilisi parameetreid silmas pidades. See tee on juba viinud afiinsete teisenduste suhteliselt laialdase leviku äranäitamisele orgaaniliste vormide seas /2; 5/, samuti loomade embrüogeneesi topoloogiliste printsiipide väljapakkumisele /9; 11/.

5. Üks vana bioloogilise rakendusega geomeetriaülesanne seisneb selles, et leida, missuguse kujuga peaksid olema hulktahukad (rakud), kui eeldada, et nad on ruumvõrdsed, täidavad ruumi kompaktselt (s.t. ilma vaheruumideta), ning tahukate seinte pindala (raku mahu samaks jäädes) oleks väikseim võimalikest. Teiste sõnadega, millise kujuga rakkudest koe puhul kulub rakuseintele kõige vähem materjali? Ülesande lahenduseks on nn. Kelvini 14-tahukae, mille tahkudeks on 6 ruutu ja 8 korrapärast kuusnurka. Nagu on näidanud F.T.Lewise mõõtmised, on homogeenses koes rakkudel tihti tõepoolest keskest läbi 14 tahku /5; 12/.

6. Muutumatud arvsuhted on teoreetikuile alati mainisväärt. Püllotaksisele, leheseisude Fibonacci rea arvudega esitavale püsisuhetele on pakutud seletuseks terve rida erinevaid morfogeneesimehhanisme /4/. See on üks väheseid vormiülesandeid, mille teoreetiline pool on märksa paremini välja arendatud kui vastavad eksperimendid ja mõõtmised.

Kuju, kolmemõõtmelisena ja geneesis, on inimese kujutus-



võimele küllaltki tõsine pähkel. Seepärast on morfoloogias teoreetilistel abivahenditel (mudelitel) ja üldse teoreetilisel tööil suur osakaal, ning selle teaduse praegust seisu arvestades ootab teoreetilise morfoloogia kuldaeg veel ees.

#### Kirjandus

1. Aladyev V.Z. Mathematical theory of homogeneous structures and their applications. Tallinn: Valgus, 1980, 268.
2. Bookstein F.L. The measurement of biological shape and shape change. - Lecture notes in biomathematics, 24, 1978, viii+191.
3. Gierer A. Generation of biological patterns and form: some physical, mathematical, and logical aspects. - Progr. Biophys. molec. Biol., 37, 1981, 1-47.
4. Jean R.V. Croissance végétale et morphogénèse. Presses de l'Université du Québec, 1983, 352.
5. Thompson D'A.W. On growth and form. A new ed. Cambridge: Univ. Press, 1942, 1116.
6. Аристотель. Метафизика. - В кн.: Аристотель. Сочинения, I. М.: Мысль, 1976, 63-367.
7. Куль К. Саморегуляция роста и правило Копа. - В кн.: Вопросы эволюционной физиологии. Л.: Наука, 1982, 167.
8. Куль К. Ограниченность возможностей эквифинальности роста. - Изв. АН ЭстССР, биология, 32, 1983, 97-102.
9. Маресин В.М. Топологические аспекты эмбриогенеза. - /IO/, 20-25.
10. Математическая биология развития. М.: Наука, 1982, 255.
11. Преснов Е.В. Классификация биологических форм. - /IO/, 126-135.
12. Смолянинов В.В. Математические модели биологических тканей. М.: Наука, 1980, 368.



## MORFOLOOGIA PÕHIMÕISTETE KUJUNEMISEST

P. Veromann

Käesoleva töö eesmärk on anda lühike ülevaade morfoloogias välja kujunenud mõistete ajaloolisest käsitlusest. Need mõisted - ehitusplaan (arhetüüp), homoloogia ja analoogia on tänini klassifitseerimise teooria aluseks.

Tüübi-kontseptsiooni ajalugu saab alguse Aristotelese ja Leibnizi substanttsiaalsest vormikäsitlusest. Sõna "arhetüüp" tähendab algkuju või originaali. Aristoteles loendas arhetüübil mitmeid tähendusi (algus, alguspunkt, päritolu, juhtiv printsiip), mille ühine omadus on olla esimene asi, millest midagi eksisteerib või tuleneb[1]. Sageli kasutati arhetüüpi metafüüsilise Idee tähenduses, s.t. originaali, millest kõik asjad on koopiad. Tüüpi käsitleti nii võrdlevas anatoomias kui ka indiviidide homonüümsete organite uurimisel. XVIII - XIX sajandil vaadeldi erinevusi organismide ehituses kui modifikatsioone (variatsioonid) etteantud arhetüübist[2]. Tüübi mõistmist arhetüübi tähenduses arendasid mitmed morfoloogia klassikud, nende seas J. Goethe, G. Cuvier, E. Geoffroy Saint-Hilaire, K.E. v. Baer, jpt. Kuigi tüübi mõiste on ajaloo hämarusse kadumas, ei ole ta unustust ära teeninud. Paljud teadlased kasutavad praegugi tüüpi kui standardmudelit süstemaatikas (näidis-tüüp, tüüp-liik), morfoloogias, ökoloogias ja teistes bioloogia harudes.

Bioloogias on homoloogia mõiste vanem kui analoogia mõiste ja alguse saanud enne selle sõna teaduslikku käsitlemist. Sõnaajalooliselt kasutati sõna "homoloogiline" (ühenimeline) inimese ja looma ühenimeliste kehaosade ja organite tähistamiseks, näiteks pea, jäsemed, silmad, süda. Ometigi tuli termin "analoogia" (vastav, sarnane) võrdlevas anatoomias teaduslikku kirjandusse varem kui "homoloogia". Esialgu haaras analoogia mõlemaid mõisteid, hiljem nad eraldati teineteisest. Mõistete "analoogia" ja "homoloogia" sisu on aegade jooksul muutunud, kuid vaidlused nende määratluste üle jätkuvad.

Aristoteles (IV saj. e.m.a.) kasutas mõistet analoogia peamiselt funktsionaalses mõttes, pidades silmas kehaosade vastavust elulises, vähem morfoloogilises tähenduses. Hiljem hakati

homoloogiaks nimetama kehaosade sarnasust morfoloogilises mõttes.

Seoses anatoomia arenguga hakati analoogiat kasutama morfoloogilises tähenduses. M. Severini tööst "Zootomia Democritaeae" (1645) võib välja tuua järgmised "analoogia" liigid: 1) sarnasus erinevatesse suurtesse gruppidesse (M. Severini nimetas neid gruppe perekondadeks, tegelikult on nad klassid) kuuluvate loomade organite vahel, näiteks sarnasus maismaaloomade kopsude ja veeloomade lõpuste vahel; 2) sarnasus erinevatesse "liikidesse" (tegelikult ühe seltsi erinevatesse sugukondadesse) kuuluvate loomade organite vahel, näiteks inimese ja ahvi käte sarnasus; 3) sarnasus ühe ja sama indiviidi erinevate kehaosade, näiteks inimese käe ja jala, vahel. M. Severini esimene "analoogia" kategooria vastab hilisemale R. Oweni analoogiale, teine ja kolmas on lähedased R. Oweni eri- ja seriaalsele homoloogiale.

Kuni XIX sajandi keskpaigani ei tehtud selget vahet funktsionaalsete ja struktuursete vastavuste vahel. Homoloogia mõiste formuleerimisele olid lähedal J. Goethe ja E. Geoffroy Saint-Hilaire, kuid homoloogia ja analoogia mõiste teineteisest eraldamine oli R. Oweni teene. Ta defineeris need mõisted esimesena. R. Oweni järgi on analoogia sarnasus sama funktsiooniga kehaosade või organite vahel erinevatel loomadel; homoloogia on ühe ja sama kehaosa või organi sarnasus erinevatel loomadel. R. Owen töötas välja ka homoloogia klassifikatsiooni, eraldades järgmised organite morfoloogiliste vastavuste vormid: 1) üldine homoloogia, see on üksikosa või organi struktuurne sarnasus kujuteldava või ideaalse tüübiga (arhetüübiga); 2) seriaalne homoloogia (homotüüpia), s.o. piki ühe indiviidi keha telge paiknevate osade struktuurne vastavus; 3) erihomoloogia, s.o. erinevate organismide vastavate kehaosade struktuurne kokkulangevus. Nende mõistetega ühinesid paljud uurijad, olgugi et analoogia mõiste ei olnud selgesti eraldatud homoloogia mõistest. Homoloogilised organid võivad ju omada ka ühesugust funktsiooni (näiteks hiire ja jänese kopsud). Homoloogia ja analoogia vahet tehti ainult siis, kui homoloogilised organid olid erineva funktsiooniga, s.t. nad ei olnud analoogilised.

Evolutsionistid andeid neile mõistetele täiesti teist-  
suguse tähenduse, püüdes näidata nende terminite samaaegset  
erinevust ja ühtsust. Ch. Darwini järgi on analoogia sarnas-  
te kohastumuslike tunnuste olemasolu, mis määravad eluviisi  
ja osutavad mitte lähedas ele sugulusele, vaid ühisele pärit-  
olule kaugetest eellastest; homoloogia on ehituse ühtsus, mis  
on päritud ühiselt, suhteliselt lähedaselt eellaselt, sageli  
muutustest puutumata ja kinnistunud loodusliku valikuga [2].

Peagi hakkasid Ch. Darwini järgijate seas levima teised  
määrangud, milles vastandati homoloogiat analoogiale. Nende  
määrangute autorid tunnistasid fülogeneetilise päritolu üht-  
suse kriteeriumiks ainult homoloogilist sarnasust, analoogiat  
aga vaatlesid kui konvergentsete muutuste tulemust, mis tekki-  
sid ühesuguste elutingimuste mõjul. E. Haeckel kirjutas, et  
anatoomiliste tunnuste sarnasuse hindamisel taandub probleem  
lõpuks küsimuse lahendamisele, kas ühise päritolu tagajärjel  
tekinud kokkulangevused struktuuris on homoloogilised või  
analoogilised, sõltuvalt ühesugustest kohastumustest.

A. Remane andis "Ühtsele ja jagamatule homoloogiale" eri-  
nevad kriteeriumid, arvates et homoloogia on mõiste, mida  
luuakse pidevalt empiirilise töö käigus ja viib erinevate  
struktuuride identifitseerimisele erinevate kriteeriumide  
abil. A. Remane pidas silmas eelkõige kolme homoloogia mor-  
foloogilist kriteeriumi. Need on: võrreldavate organite ühe-  
sugune asend, nende ühesugune ehitus ja üleminekuvormide esi-  
nemine võrreldavate organite vahel. Homoloogia kriteeriumide  
klassifikatsioonis ei toonud A. Remane eraldi välja ontoge-  
neetilist kriteeriumi, mis mängis tähtsat ajaloolist osa ho-  
moloogia mõiste määratlemisel ja homoloogiliste nähtuste sel-  
gitamisel.

Embrüonaalses arengus on oluliseks momendiks gastrulatsi-  
ooni protsess (kuidas ta ka ei toimuks), mille tulemusena  
toimub lootelehtede ehk tulevaste organite põhialgete teke.  
K.E. v. Baer avastas, et kõikide selgroogsete lootelehed, mis  
ilmuvad "esmase eristuse" käigus, annavad alguse ühteadele ja  
samadele organsüsteemidele [2]. H. Rathke avastas lootelehed  
selgrootutel ja sellega pandi alus selgroogsete ja selgrootu-  
te loomade embrüonaalsete algete homologiseerimisele. Ch. Dar-

win, tuginedes K.E.v. Baeri vaatlustele, laiendas embrüonaalsete algete homoloogia embrüode varajastele arenguastmetele, mis sai "lootelise sarnasuse seaduse" nime.

E. Haeckel formuleeris põhilise biogeneetilise seaduse, et "ontogenees on fülogeneesi lühike ja kiire kordus". Selle üldistuse ja õpetuse lootelehtedest alusel püüdis E. Haeckel põhjendada hulkraksete loomade - käsnadest selgroogseteni - ühise päritolu teooriat, mida ta nimetas gastrea teooriaks. Selle teooria sisu seisnes ürgsoole ja mõlema esmase lootelehe tõelisel homoloogial kõikidel loomadel, välja arvatud ainuraksed. E. Haeckeli järgi saavad homoloogilised organid alguse homoloogilistest lootelehtedest. Ta eristas homoloogiat kui sarnasust, mis sõltub ühisest päritolust.

T. Morgan ja O. Seeliger näitasid, et ühed ja samad organid võivad areneda ka erinevatest lootelehtedest. Sellest tegid nad järelduse, et ühesugused organid kas ei ole üksteisega homoloogilised või õpetus lootelehtedest ei kehti [2].

F. Brehm jõudis järeldusele, et eri loomade lootelehed ei ole homoloogilised, vaid analoogilised. Ta väitis, et lootelehtedel on ainult füsioloogiline funktsioon.

Kui kahte lootelehte - ektodermi ja entodermi - vaadeldi kui selgelt homoloogilisi algeid kõikidel hulkraksetel loomadel, siis kolmanda lootelehe - mesodermi - ja tema moodustumise tekkimist onto- ja fülogeneesis hakati vaatlama kui mitte-täielikku homoloogiat.

Probleem oli selles, et 1) kas esmalt on vaja kindlaks teha struktuurne sarnasus ja seejärel leida tema fülogeneetiline päritolu, või vastupidi; 2) kas kõikide homoloogia põhi-kriteeriumide esinemine on alati vajalik. Kaasajal ei nõuta kokkulangevust kõikides homoloogia kriteeriumides. Nii pole rangelt kohustuslik topograafiline kriteerium, sest homoloogilised organid võivad areneda erinevatest metameeridest. Ka pole kohustuslik homoloogiliste organite areng ühest ja samast lootelehest. Enamik autoreid peab embrüonaalset kriteeriumi isegi vähem oluliseks kui võrdlev-anatoomilist. Seega valida üldkehtivaid homoloogia kriteeriume ja luua mittevastuväärkiva määratlus homoloogia mõistele on väga raske. Sellest raskusest on püütud mööda minna kahel teel: kas lahti öelda

homoloogia mõistest ja asendada see teiste mõistete kogumiga, nagu seda on teinud G. Moment, või jaotades homoloogia mõiste üksikuteks, üksteisest sõltumatuteks mõisteteks, nagu seda on teinud H. Szarski. Vaatamata nimetatud autorite terminoloogia erinevusele oli nende mõistete sisu lähedane.

Erinevaid arvamusi analoogiast on mitmeid.

1. Analoogia on struktuurne sarnasus, mis puudutab mitteolulisi tunnuseid. Selle poolest erineb ta homoloogiast, mis näitab olulist sarnasust (E. Jacobshagen, M. Novikov). Toodu ei ole korrektne määratlus, kuna tal võib olla subjektiivne iseloom.

2. Analoogia on funktsionaalne, sageli pindmine sarnasus, mis ei ole puht-morfoloogilises mõttes seotud olulise struktuurse sarnasusega (R. Owen), vaid ta on fülogeneetiline ja sõltuv päritolu ühtsusest (E. Haeckel, C. Gegenbaur jt., samuti paljud tänapäeva autorid).

3. Analoogia Ch. Darwini järgi (vt. eespool).

Uldiselt on homoloogia mõistet kirjanduses seni käsitletud sügavamalt ja põhjendatumalt kui homoloogiat. Nende terminite kasutamisel on arvatavasti otstarbekas lähtuda homoloogia morfoloogilisest ja analoogia funktsionaalsest aspektist.

#### K i r j a n d u s

1. Hammen, L. van der (1981). Type - concept, higher classification and evolution. - Acta Biotheoretica 30, p. 3-48.
2. Бляхер Л.Я. Проблемы морфологии животных. Исторические очерки. М., "Наука", 1976, 358 с.
3. Паавер К.Л. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин, "Валгус", 1976, 256 с.



## KÜSITAVAKS ORGAANILINE VORM

Aigar Palumaa

Arutlused elusolendite vormist võivad modernse bioloogia esindajaile tunduda anakronistlikena, kuna vormis ollakse juba ammu lakatud nägemast midagi ilmutuslikku ning käibele on läinud sellised märksa piiritletud mõisted nagu struktuur, organisatsioon jt. Taolises olukorras kerkib küsimus: kas orgaaniline vorm kujutab endast midagi olemuslikku, iseseisvat või on ta organismide keerulise sisestruktuuri ja -dünaamika derivaat, nende juhuslikku laadi kaasnähtus, epifenomen? Ehk teisiti: kas vormil on omad seaduspärasused või on ta jäägitult alistatud funktsioneerimisele, evolutsioonilise kohastumise nõuetele? Üritaksime käsitleda neid probleeme ning anda mõningane ülevaade selles valitsevate vaatekohtade paljususest.

Et mõista orgaanilise vormiga seotud probleemide kogu keerukat mitmekesisust, oleks meil vajalik süveneda vormikategooria filosoofilistesse keerdküsimustesse ning jälgida selle mõiste ajaloolisi morfoose. Niisuguse eeltöö vajadus oleks põhjendatud juba kasvõi sellepärast, et "vormiõpetuse" ajalugu ei lange kaugeltki ühte morfoloogia kui teaduse ajalooa. Et see ülesanne väärrib omaette uurimist, piirduksin antud töö raames vaid mõne olulisema ajaloolise seigaga.

Vormi mõiste võttis kasutusele Vana-Kreeka filosoof Anaxagoras, kes tähistas sellega materiaalsete esemete kujulist määratletust (Makarov, 1973). Hiljem rõhutas Platon vormi (eidos) püsikindlust ning aktiivsust võrreldes esemete ainelise sisuga. Platonil tähendas vorm terviklikkust, mis ei ole taandata koostisosade ruumilistele suhetele. Igale meeleliselt tajutavate objektide klassile vastab kindel vorm ehk idee. Konkreetsed üksikvormid kujutavad Platonil vaid muutumatu idee (tüübi) erinevaid kehastusi, modifikatsioone. Et Platonil vorm esindab asjade olemust (esse), on seda mõttesuunda hakatud nimetama essentsialismiks.



Orgaanilise vormi päritolu tegi esmakordselt küsitavaks Aristoteles, andes sellele teleoloogilise tõlgenduse. Just nimelt organi otstarve telos'ena (lõpp-põhjuse) määrab selle kuju ning ehituse.

Mehhanitsistlik loodusekäsitlus, rakendades halastamatut reduktsionistlikku meetodit, kaotas tegelikult vormiprobleemi kui sellise hoopiski ära. Vorm on selle suuna esindajate arvates organismi füüsikalise-keemiliste interaktsioonide lihtne epifenomen ning neist põhjuslikult tuletatav. Mateeria supermaati vormi suhtes kaitses uuema aja filosoofias teadlikult juba F.Bacon.

Darwini-eelses morfoloogias mõisteti organismide vormi sarnasust kui teatud "morfotüübi" topoloogilist (organite paigutuse) sarnasust, mis hiljem evolutsiooniidee valguses mõtestati ümber päritolu ühtsuseks ning vormi interpreteerimisel muutus valitsevaks adaptatiivne suund.

Dialektiline meetod lähtub sisu ja vormi lahutamatususe teesist: "Kogu orgaaniline loodus tõestab lakkamatult vormi ja sisu samasust ning lahutamatust. Morfoloogilised ja füsioloogilised nähtused, vorm ja funktsioon tingivad teineteist vastastikku..." (Engels), kusjuures arenemisprotsessis kuulub juhtiv roll sisule kui nähtuse muutlikumale küljele. Et seos sisu ja vormi vahel orgaanilises looduses pole lihtne ega ainuline, tunnistab lõik "Looduse dialektikast", milles Engels viitab ainuraksetele koolalistele foraminiferatele, kes "ennetavad kõrgemate molluskite vormi, nii nagu niitvetikad (Siphonaeae) ennetaavad kõrgemate taimede tüve, vart, juurt ja lehekuju...". Sellised ennetamisjuhud ning muud evolutsioonilised kordused sisendavad mõtte, et võib-olla organismide vormiline (väline) sarnasus ei tarvitsegi alati viidata nendevahelisele sugulusele ega ka kohastumisele sarnastele keskkonnatingimustele, vaid tuleneb mingitest immanentsetest vormitekke seadustest, millest me praegu veel eriti selget ettekujutust ei oma? Vormi kui iseseisva uurimisobjekti kirjeldamise-kujutamise ja selle ümberkujunemise seaduspärasuste selgitamisega tegeleb teoreetiline morfoloogia, kus nii või teisiti ollakse sunnitud tunnustama vormi enese sise-mist loogikat.

Vormi mõiste bioloogias võib omada väga mitmeid tähendusi: vorm kui organismi või selle osa piirpind, kontuur, geometriline konfiguratsioon, haabitus, disain (tähendavad enam-vähem ühte ja sama). Kõrvuti vormi kui välise kujulisuse tähistajaga kasutatakse seda mõistet laialdaselt veel sisemise organiseerituse, kompositsiooni tähenduses (näiteks: "...vorm ehk ruumiline struktuur..." (Paaver, 1976)). Võimalik, et sellises kontekstis ühtib see Hegeli "sisemise vormi" mõistega. "Vorm - kirjutab E. Sinnot - pole lihtsalt omadus, mida saab kirjeldada ning klassifitseerida. Vorm on isereguleeruva tasakaalu seisund, mis saavutatakse isendi arengu käigus, säilitatakse tema elu vältel ning taastatakse häirimiste korral".

Orgaanilist vormi kui komplitseeritud nähtust on püütud "ratsionaliseerida" mitut moodi, kuulutades selle tulenevaks mitmetest algsematest elu atribuutidest. Selliste "äraseletavate vormelitena" on figureerinud peamiselt sisemine struktuur, molekulaarsed protsessid, talitus ning evolutsiooniline kohastumine keskkonnafaktoritele. Vaatleme nende seoseid vormiga eraldi.

Analoogiliselt kristalloograafiaga, kus vorm (sümmeetria liik) tuletatakse kristallvõre tüübist, mis omakorda sõltub aineosakeste omadustest, on organismide vormi püütud taandada nende rakulisele konstitutsioonile (näiteks R. Virchow). Orgaaniline vorm on seega rakulise "kristallisatsiooni" saadus, mis tervikuna on midagi vähem reaalset kui endassesulgunud rakuline üksikindiviid. Rakkude niisugune personifitseerimine viis järeldusele, et organism on vaid rakkude agregaat, "tsellulaarne impeerium", mis pole midagi enamat oma komponentide summast. On huvitav märkida, et Virchow'i vaadete kõrval lausa kontrasteerub tolleaegse rakuteooria kriitiku A. de Bary seisukoht, mille järgi mitte rakud ei loo organismi, vaid organism loob rakke! See tähendab, et tervikul on omad seadused, mis pole taandatavad vaid elementide omadustele. Vormi seost terviklikkusega annab toredasti edasi saksakeelne sõna "Gestalt" (vorm, kuju, tervik).

Keeruline ning vastuoluline seos valitseb ka vormi ja protsessi vahel. Leidub autoreid, kes kinnitavad, et protsess

on ainus tõeline reaalsus ning morfoloogia pole midagi muud kui lõpuni väljaarendamata füsioloogia ja biokeemia. Kuid elu biokeemilised ning ka füsioloogilised protsessid lausa hämmastavad oma universaalsuse ja konservatiivsusega. Kuidas on võimalik ühtsest biokeemilisest "ehitusplaanist" tuletada elusvormide tohutu mitmekesisus? On loomulik, et vorm säilib vaid tänu organismi pidevale ainevahetusele keskkonnaga - kui lakkab ainevahetus, hävib ka vorm. Sellele sõltuvusseosele vaatamata ei suudaks me makroskoopilist vormi dedutseerida elusa kemismist. Vorm pole lihtne "pealisehitus", mis tuleneb elu molekulaarsest "baasist"(sisust!).

Elussüsteemide protsessuaalse loomuse tõttu tuleks vormi antud momendil vaadelda "...mitte kui staatilist seisundit, vaid kui momentsset läbilõiget protsesside katkematust voolust" (Paaver, 1976). Kogu orgaanilise vormi probleem taandub seega morfoprotsessile, vormi näiline püsivus on aga hoopiski psühholoogilist laadi ning tuleneb morfoprotsesside ning inimtaju registreerimisvõime ajaskaalade erinevusest. Isendi definiitne vorm on liikuv tasakaal, mis säilib vaid pideva substantsiaalse eneseuuendamise tõttu. Kuid siin varitseb oht jõuda muutlikkuse ületähtsustamise kaudu vormi reaalsuse eitamiseni, mille näiteks võiksid olla read H.Bergsoni "Loo- vast evolutsioonist" : "Vorm kui midagi püsivat on illusioon, sest elu on evolutsioon, s.t. permanentne muutumine. Iga looduseseme vorm muutub igal hetkel, või öieti, ei eksisteerigi vormi, kuna vorm on liikumatu, reaalne aga üksnes liikumine". Me näeme, et Platonilt ei olnud Bergson küll midagi õppinud!

H.Driesch'i arvamust mööda teotseb tervikvorm kui determineeriv faktor omapärase "lõpp-põhjuse" ka individuaalse arenemise käigus, kusjuures "...osade käekäik sõltub nende asukohast tervikus". Isendi arenemine on kujunemis- protsess, mille sihiks on spetsiifilise vormi omandamine erinevatest lähteolekuteist sõltumata (seda omadust nimetas Driesch ekvifinaalsuseks) ning selle terviklikkuse säilitamine.

Vormi ja funktsiooni seos on olnud poleemika tekitajaks juba Aristotelese päevil. J.B.Lamarck'i evolutsiooniteoorias esineb funktsioon määrava vormitekke faktorina. Nimelt talit-

luse intensiivsus määrab füsioloogiliste protsesside kaudu vastava organi olemasolu! ning kuju. Miljööfaktorite muutus kutsub organismides esile uusi vajadusi ning tung ning suunitletud pingutused neid rahuldada põhjustavad ka vastavate organite tekke ja ümberkujunemise. Lamarck'i arvates on vormi ja funktsiooni vastavus (otstarbekohasus) paratamatu, sest funktsioon ise kutsub esile otstarbekaid muutusi organite ehituses. Kuid praeguseks me teame, et tegelikult pole funktsiooni ja vormi seos ühtki nii lihtne - mitte kõigil organismi tunnustel pole funktsionaalset aktiivsust ning nende olemasolu ei sõltu harjutamisest või mitteharjutamisest. Veel enam - vorm võib-olla, ja tavaliselt ongi, polüfunktsionaalne, samuti võib vorm ajaliselt eelneda funktsioonile (preadaptatsioonid). Enamasti vorm ja funktsioon siiski tingivad teineteist vastastikku ning muutuvad ühtse morfofunktsionaalse tervikuna.

Vormi evolutsiooniline tõlgendamine seab morfoloogilise sarnasuse sõltuvusse organismide sugulusega või kohastumisega sarnastele keskkonnatingimustele. Esimesel juhul on tegemist homoloogiliste vormidega, teisel analoogilistega (konvergentsetega). Tänapäeval arvab enamik biolooge, et vormide sarnasuse seletamiseks piisab viitamisest ühtsele päritolule ja looduslikule valikule, ning et mingeid erilisi vormitekke seadusi, mis võiksid kujundada orgaaniliste vormide mitmekesisust, kas polegi, või on nad piiratud kehtivusega. Vormis soovitakse eranditult näha ökonoomsust ning utilitaarsust, mitte aga esteetilisust. Loodusliku valiku kõikvõimsuse tunnustamine sunnib vältimatult organismidele vaatama kui "adaptatsioonide kimbule", nagu seda tegi A. Weismann.

Orgaanilise vormi üheks kõige iseloomulikumaks omaduseks on sümmeetria kui vormi seaduspärasuse ilming. d'Arcy Thompson kirjutab oma meistritöös "On growth and form": "Elav meduus omab niivõrd korrapärast geomeetrilist sümmeetriat, et tekib mõte, nagu võtaksid nende organismide kasvu ja kujunemise protsessidest osa mingisugused füüsikalised või mehhaanilised faktorid". Sümmeetria, vaatamata ilmsele kohastumuslikule väärtusele, võiks olla küllaldaseks aluseks ette-



kujutusele spetsiifiliste vormifaktorite olemasolust. Võib-olla - arvab R.Thom - on ka elusas looduses organismid allutatud teatud geomeetrilistele seadustele, mis määravad nende ainuvõimaliku vormi antud keskkonnas. NB!: orgaanilise vormi seadused ei tee ülearuseks kohastumismehhanismi ning looduslikku valikut kui nende vormide valikut, mis üldse võivad realiseeruda! Või on kohastumus harmoonilise ehituse erijuht, nagu mõtles A.A.Ljubistšev? Mõõdunud sajandi Itaalia astronoom G.Schiaparelli käsitles orgaanilist vormi "puhta" geomeetrilise vormi kui iseseisva substantsina ning oletas, et elusolendid on modelleeritud ideaalsete kujundite ning proportsioonide harmoonia nõuete kohaselt, kusjuures ilu seadused pole allutatud ökoloogilistele kriteeriumidele.

d'Arcy Thompson oma klassikalises töös demonstreeris võtet, mis seisneb koordinaadistikku asetatud organismi haabituse järk-järgulises transformeerumises mitmesugusteks sugulasvormideks vastavalt koordinaadistiku kindlaviisilisele deformeermisele. Selline võimalus, nagu tunnistab ka autor ise, räägib vastu vormi epifenomenaalsele tõlgendamisele. Taoline menetlus pole tegelikult originaalne: juba Albrech Dürer kujutas inimnäo figuuri algelises teljestikus, mille nihutamisega võis muuta näo proportsioone ja tuletada erinevaid näotüüpe.

Pole välistatud, et ka vormide aja(loo)line muutumine on teatud määral allutatud geomeetrilistele skeemidele, sest teisenemine ei saa toimuda mistahes suunas. Tõenäoliselt seisavad selle taga lisaks ajaloolistele piirangutele ka teatud struktuursed jäävusseadused ning geomeetrilised printsiibid.

Lõpetaksin oma arutluse epiloogiga d'Arcy Thompsoni raamatust: "Maaailma harmoonia on kehastunud Vormis ja Arvus ning süda, hing ja natuurfilosoofia kogu poeesia on kehastunud matemaatilise ilu mõistes".

## ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ФОРМЕ В ЕСТЕСТВОЗНАНИИ И ОСНОВАНИЯ ОБЩЕЙ МОРФОЛОГИИ

ETTEKUJUTUS VORMIST LOODUSTEADUSTES  
JA ÜLDISE MORFOLOOGIA ALUSED

Чебанов С.В.

Данный текст в афористической форме задает фокальные точки представлений о форме, морфологическом подходе и морфологии. Излагаемая картина сложилась как результат обобщения представлений конкретных дисциплин, прежде всего естественнонаучных, и соотнесение их с генезисом понятий. Фокальными точками служат примеры, если их чистота больше, чем у общих утверждений. Специалист по конкретной дисциплине может работать с текстом как с планом упорядочивания частной морфологии.

Биология, науки о Земле являются источником детально разработанных представлений о форме (см. 38-I). Отталкиваясь от естествознания, А.А.Льбищев в 1920-ые годы думал о создании общей морфологии. Сейчас это актуально в связи с развитием междисциплинарных исследований в целом; интересом к классиологии, которая в совокупности с общей морфологией составляет типологию; необходимостью поиска адекватного места молекулярных механизмов в процессах морфогенеза.

Для автора путь к этой области связан с упомянутыми направлениями: 1) работами по теоретической биологии (разработка представлений о нередуктивной биологии как общей биологической морфологии, оперирующей формальными причинами, стиле организмов, энтологии, семафоронтах) и 2) работами по классиологии (связь мерономии с морфологией, представление об архетипе, проблема идентификации). Центральной в обоих случаях была проблема полиморфизма – популятивного способа существования вариантов типа.

Разработка проблем морфологии была подготовлена работами по современным и докембрийским низшим растениям, прослеживанием различия истории и генезиса при реконструировании процессов, освоением основ арифмологии.

Сложившиеся представления о морфологии разносторонне обсуждались (а полученные отклики, служившие указанием на степень близости к значимым проблемам, совместно и разрабатывались) с представителями разных сфер деятельности – биологами, кристал-



логами, геологами, врачами, психологами, архитекторами, музыкантами, логиками, философами, математиками, актерами. В числе лиц, способствовавших созданию данного текста, хотелось бы особо отметить сотрудников лаборатории кристаллогенезиса НИИ Земной коры ЛГУ - Г.В.Руссо, А.В.Нардова, Т.Г.Петрова, принимавших активное участие в обсуждении и редактировании текста. Всем им автор приносит большую благодарность. Вклад всех лиц, принимавших участие в обсуждении проблемы столь велик, что авторство, как и в других подобных случаях, относится прежде всего к композиции текста.

### I. Проблема

1. Предметы рассмотрения данной работы: форма, морфологический подход и морфология.

2. В работе выявляются: 1) объем и содержание категории форма в разных дисциплинах; 2) специфика морфологического подхода как особого стиля разрешения проблем, ориентированного на работу с формой, который реализуется в морфологии или вне ее (создание художественной формы /12/); 3) основные категории и организация морфологии, выступающей в качестве способа упорядочивания представлений о форме как предмете исследования внутри морфологического подхода (в противоположность иным подходам к форме, например, структурализму).

### II. Форма

3. В разных сферах деятельности разрабатывается множество разных представлений о форме. Существующие в них представления формы - разные аспекты, осколки единого понимания формы, а используемые термины "форма" не омонимы.

4. Различая структурную, субстратную, энергетическую, целевую, программную и функциональную картины описания, морфологию можно понимать как единство структурной и субстратной картин.

5. Морфологию связывают с синхроническим рассмотрением фигуры как внешнего проявления вещи (кинематикой), т.е. с геометрией (ср. 89).

6. Смысл, различая формы (форма чашки - форма стакана), различает вещи.

7. Форма может мыслиться как единство субстрата, структуры и воплощенного в них смысла.

8. Исследуя структуры научными методами, можно выделить такие

распределения элементов которых удовлетворяет закону Ципфа /34/. Они воспринимаются как целое, неделимое смыслом, т.е. как обнаруживающие форму.

9. Отрефлексированная работа с формой присутствует как изучение геометрической фигуры в геометрии, геодезии, астрографии, кристаллографии; как изучение структуры в гидро- и аэродинамике, кристаллографии; как изучение структуры субстрата: в физике и химии - учение о строении вещества; как изучение единства структуры и субстрата в биологии /3, 13, 18, 21, 22/, геоморфологии, геологии, океанологии, кристаллогенезисе; как изучение единства структуры, субстрата и смысла в филологии /2/, лингвистике, психологии; как создание формы как структуры в физико-химической технологии; как создание формы как единства структуры, субстрата и смысла в искусстве, архитектуре /33, 37/, биотехнологии, медицине /1/, фармакологии, педагогике /32/, кулинарии, проектировании костюма /12/. Специальная работа с формой несвойственна физическому подходу, который принципиально нацелен на субстрат (рассматривая структуру как производную, а фактически занимается локальными структурами субстрата), и историческому подходу<sup>1</sup>, в котором форма полагается данной.

10. Форма - единство различного, определяемое канон<sup>1</sup>ом, связывающим семантические инварианты и сохраняющим данный смысл (ср. 82). Канон - специально зафиксированная энлогия, отличная от структуры и задающая фокальную точку.

11. Фигура - единство различного, выражаемое законом, связывающим инварианты, допускающие количественное или знаковое выражение. Закон - фигура связи фигур.

12. Форма безвидна, фигура видима<sup>1</sup>.

13. Форма может выражаться через множество фигур<sup>1</sup>. Каждая форма уникальна. Одна фигура может соответствовать разным формам<sup>2</sup>.

14. Единство формы и фигуры - облик, габитус. Облик представляется через схему соединения фигур (ср. 37).

15. Воплощение формы облика в субстрате, веществе - тело. Тело - не только пространственная фигура, обладающая обликом (ср. 23).

16. Обыденное сознание различает формы лучше, чем научный подход рефлектирует их различие<sup>1</sup>.

17. Форма и фигура находятся в много-многозначных соответствиях<sup>1</sup>.

18. Числа - фигуры, различающиеся смыслом, т.е. формы. Могут существовать разные числа, соотнесенные с одним количеством (квадрат и тетраэдр). Геометрические фигуры - разновидность чисел. Числами как формами занимается пифагорейская математика. Число в знаковом аспекте - количество, в символическом - форма.<sup>I</sup>

19. Форма - смысл, который при реализации допускает несколько фигур структур и предполагает определенные субстраты.<sup>I</sup>

20. Стерезис (лишенность) - своё иное формы /I/.<sup>I</sup>

21. Эпигенез ориентирован на форму, преформизм - на фигуру.

22. Энлогия - энтелехияльное единство формы и стерезиса, соотнесенное с интенцией ситуации. Форма присуща постигаемой вещи, представляющей постигающему как энлогия. Постигаемое и постигающее взаимно активны, изменяют друг друга, выступают как существа.<sup>I</sup> В энлогии снимаются картины описания (см. 4).<sup>2</sup>

23. Фигура - редукционистски /29/ представленная энлогия формы.<sup>I</sup>

24. Энлог - процесс взаимодействия, в котором порождается энлогия, отличная от фигуры.<sup>I</sup>

25. Энлогия существует в мире, в котором предполагается существование человека.

26. Форма числа "3" раскрывается через триаду "я-ты-оно" (грамматические лица /7/). "Я" как форма человека утверждает истинность (философский путь) "ты" порождает энлогию, связанную с добром (морфологический подход), "оно" рефлектирует энлогию как красоту (эстетика) или редуцирует её до структуры (структурализм).

27. Итак, форма - семантическое единство (целрстность) различенного в вещи; смысл, который предполагает реализацию в нескольких фигурах структур на определенных субстратах; то, что представляется видимым через фигуру, актуализация чего сопряжена с проявлением стерезиса как своего иного. Форма постигается через энлогию как единство формы и стерезиса в различных частных морфологиях, которые являются способами описания вещи постигающим лицом.<sup>I</sup>

### III. Морфологический подход

28. Морфологический подход (морфология как способ видения мира, использование форм для его изучения, морфология в широком

смысле слова) - один из двух (наряду с классиологией) вариантов типологического подхода. Типологический подход противостоит традиционно-научному (или физическому, физике в широком смысле как определенному способу видения мира) как ориентация на видение многообразия в мире, универсализму, описываемому количественными инвариантами.

29. В типологическом подходе формы<sup>I</sup> выступают как различающие для форм и центральным является отношение тип-вариант /18, 35/, которое связывает тип как семантический инвариант с вариантами его реализации.

30. Предназначение морфологического подхода - через созидание форм и их постижение, как созидание, преодоление стереотипа, носящего иногда для современной культуры характер болезни<sup>I</sup>. Формы выступают как "ловушки" смысла, создание формы ведёт к затеканию в неё смысла. Совершенство организации снимает форму.

31. Морфологический подход противопоставлен структурному (представление строения как фигуры структур, описываемой инвариантами /14, 26/).

32. Традиции морфологического подхода связаны с Пифагором, Платоном, Аристотелем /1/, Иоанном Дамаскиным, Григорием Нисским, Порфирием. Гёте /10/, иконоборческими спорами /25/, отражены в представлениях о мезаджах /9/ и т.д.

33. Форма, число, ритм, энергия, цвет, запах, вкус, смысл - первопроявления первосущего, воспринимаемые экспертами умозрительно или субсенсорно.

34. Эксперты работают различно. Форму постигают через число, ритм, цвет /27/...

35. Морфолог - эксперт, способный вести энлог, что предполагает особый образ жизни.

36. Овладение морфологией - воспитание эксперта определенного рода.

37. Форма постигается преимущественно через: умозрение (ум - орган для видения формы /1/ - философский путь; видение облика (фигуры и формы) - путь художника /12, 33, 37/; изучение фигур - наука (см. 43).

38. Морфология как учение о форме (общая морфология) вообще или о форме определенного типа (геоморфология, морфология в лингвистике, биологии) реализует морфологический подход пре-



имущественно нормативными (методическими) средствами<sup>1</sup>.

39. Актуализированная форма дана в наблюдении как совокупность реализаций потенциальной формы. Существует проблема выявления потенциальной формы. Последовательный монизм усматривает одну потенциальную форму. Тогда наблюдаемые "формы" - формы фигур реализаций разных уровней. Плурализм трактует формы ближайших подлинных родов как потенциальные. Натуралистическое сознание рассматривает потенциальную и актуальную формы как соотносительные или же ограничивается только актуальной.

40. Форма может опознаваться по фигуре, за которой она проглядывает (по портрету). Фигура может сильно деформироваться (вплоть до смены формы геометрической фигуры<sup>1</sup>), оставаясь узнаваемой<sup>2</sup>. Художник как и морфолог, внося в облик одной формы фигуру другой геометрической формы, частично лишает облик портретируемого стерезиса. Художественный образ - форма фигуры, графическое начертание, распределение пятен краски - фигура формы<sup>3</sup>. Поэтому рисунок морфолога полнее, чем фотография, воспроизводящая фигуру воплощения, передает форму, лишая изображение части стерезиса. Так один стерезис может частично компенсировать другой (ср. 20-I).

41. Морфологический подход - струя культуры иного типа, чем современная. В современной культуре выживает обладающее конструктивностью. Как значимая точка роста морфология должна обладать конструктивностью. Только в этом случае она воспринимается как полезная.

#### IV. Морфология

42. Морфология - система категорий и приемов описания строения<sup>1</sup> вещей в совокупности с результатами их применения. Для морфологии в морфологическом подходе предметом изучения в строении является форма, в структурализме - структура, в физике - субстрат. Морфология выступает как внешнее различающее форм (29).

43. Научная работа в области морфологии, как реализация морфологического подхода, - путь восхождения от фигуры к форме<sup>1</sup>.

44. Умозрительная постигает новую форму. Созерцающая глазами фигуру, узнает известную форму. В науке отыскиваются признаки фигур, позволяющие идентифицировать известную форму<sup>1</sup>.

45. Теория собираемых множеств, например мереология Леснев-

ского, - математический язык конструктивной морфологии (представление о (рас)членении, комплексных множествах, алгебрах членений). Членения как способ оперирования с собирательными множествами аналогичны разбиениям разделительных. Их коипозиции задают одинаковые структуры (комбинативную, иерархическую и т.д.). Отношения, являющиеся особенно значимыми для морфологии, определяют ориентацию на качественную, реляционную математику.

46. В математике представлены фигуры, которые можно описать при помощи чисел как форм. Такие фигуры - правильные (геометрические или числовые). Приближением через них описываются неправильные. Рассматривая "неправильные" фигуры как исходные; "правильные" можно описывать новый класс фигур и вводить новый класс чисел.<sup>I</sup>

47. Морфология в научном мироощущении ориентирована на изучение структуры тел, актуализаций форм в определенном субстрате.

48. Облик тела наделён геометрической фигурой, которая описывается через геометрические формы.

49. В веществе реализуется множество форм, т.е. существует мир тел, которые различены смыслами.

50. При совместном воплощении нескольких форм, каждая из них наделяется стерезисом в результате взаимодействия друг с другом.<sup>I</sup>

51. Тела занимают места, которые различены смыслами.<sup>I</sup>

52. Допущение взаимозаменяемости тел по занимаемым местам (лишение места смысла) порождает представление о пространстве.

53. Пространство - места, пронизанные стерезисом.

54. Фазовое пространство более насыщено смыслом, чем геометрическое, но обеднено им по сравнению с местом.<sup>I</sup> Фазовое пространство при обогащении смыслом сливается с местом.<sup>2</sup>

55. Индивид - фигура в которой существует реализованная форма /I7, I9, 28/. Индивиды, обладающие телом, имеют локализацию, место и границы (четкие или размытые).

56. Граница - фрагмент фигуры, который является реализацией части, выступающей как различающее в реализованной форме /4, 7/<sup>I</sup>. Прирова границы определяет специфику актуализированной формы.<sup>2</sup>

57. Порядок - способ взаимосвязи фрагментов проявлений одной формы. Есть разные типы порядков.

58. Информация - внешний количественный аспект энлогии - мера



взаимодействия двух и более порядков нескольких совместно воплощенных форм. Информация бесконечна, но не безгранична у формы<sup>1</sup> и отсутствует, но безгранична у стереотипа. Конечная информация – мера близости взаимодействующих порядков, показатель похожести форм<sup>2</sup>.

59. Мир реализаций форм – энлогий, тел, фигур – многообразен.

60. Время – энлогическая процессуальность – упорядоченное многообразие реализаций, отнесенное к одному индивиду. Отмеченный индивид является часами.

61. Ход времени – изменение энлогии (тела, фигуры) индивида, изменение фигуры часов – ход часов<sup>1</sup>.

62. Онтогенез – разворачивание формы индивида в фигуры и тело.

63. Архетип /I7, I9, 28/ – то общее, что присуще совокупности индивидов, актуализирующих одну форму. Архетип – аспект формы, задаваемый выделенным порядком, форма фигур индивидов. Архетип внеположен жизни, форма соположена жизни.

64. Архетип является семантическим инвариантом.

65. Архетип – фигура формы как потенции (ср. 63).

66. Прототип – состояние архетипа, характерное для наиболее ранних реализаций формы.

67. Стиль – устойчивое сочетание элементов обликов, которые воспринимаются как целое. Стиль сохраняется при изменении фигур всех слагающих его элементов. Один стиль бывает присущ воплощениям нескольких форм. Стиль – проявление влияния иной формы на воплощение архетипической. Архетип – привилегированный стиль.

68. Многообразии присущее формам и фигурам многоаспектно (ср. 88). Полиморфизм – многообразие форм, полифигуризм – многообразие фигур. Т.к. фигуры описываются через формы, полифигуризм – аспект полиморфизма.

69. Таксономический универсум – многообразие реализаций потенциальной формы.

70. Формы можно описать через набор фигур (форм фигур) их реализаций в единстве с распределением частот этих фигур<sup>1</sup> (ср. I03). Однако нет критерия полноты набора форм фигур, а распределение не является устойчивым (определённым).

71. Для реализации морфологического подхода нужно различать несколько сотен форм фигур актуализации формы. Для "расшифровки"

формы нужен объем выборки реализаций порядка  $10^3$ - $10^5$  индивидов /I3/ (ср. I03)<sup>I</sup>.

72. Современная форма, сопротивляясь стерезису, может актуализироваться в большом числе различных фигур. Она устойчива к деформации фигур. Художник отыскивает облики таких форм. Даже грубые нарушения фигур таких форм не лишают их совершенства (Венера Милосская).

73. Морфологом разная способность форм сопротивляется стерезису воспринимается как разная степень полиморфизма её воплощений<sup>I</sup>.

74. Автомодельная симметрия - тип обобщенной симметрии, отождествление, задаваемое семантическим инвариантом - типом, каноном.

75. Часть - такой фрагмент формы, который находится в отношении автомодельной симметрии с целым<sup>I</sup>.

76. Индивид и часть - фрагменты реальности, обладающие формой.

77. Фигура - часть формы.

78. Фрагменты фигуры частями не являются<sup>I</sup>.

79. Части формы как целого находятся в гармонии /37/<sup>I</sup>.

80. Архетип складывается из частей или усматривается /I7/.

8I. Мерон - часть архетипа /I7/<sup>I</sup>.

82. Семантический инвариант - часть канона.

83. План строения - фигура соединения меронов.

84. Индивид членится на части.

85. Гомологичны одинаково устроенные части индивидов, которые можно одинаково назвать. Гомология бывает разных типов (аналогия, гомотопия, хиральность и пр. /I8, I9/).

86. Архетип гомологичных частей - мерон.

87. Рефрен /I6/ - ряд сходства фигур (форм фигур) реализаций данного мерона, между некоторыми из которых существуют переходы (прямые и обратные) /40/<sup>I</sup>.

88. Рефрен покрывает таксономический универсум мерона (ср. 65, 69, 8I). Разные ряды изменчивости фигур таксономического универсума (временные, таксономические, индивидуальные и пр.) содержат одинаковые члены и переходы между ними, которые слагают данный рефрен<sup>I</sup>.

89. Разные части одного рефрена соответствуют разным формам (характерным для данных условий, данного места)<sup>I</sup>. Такие формы оказываются вне данных условий, места, времени - они существуют везде и всегда, они динамичны, но панхроничны<sup>2</sup>. Имея часть реф-

рена, важно уяснить какая актуализированная форма ему соответствует (части индивида, гомологичных частей разных индивидов). 90. Вследствие автомодельности рефрена каждый его член можно развернуть в рефрен (и наоборот). Полученные рефрены могут обладать общими членами.

91. Структура рефрена бывает нелинейной (есть разветвления, циклы), что определяет нелинейность, Многомерность времени (ср. 60, 88). Из автомодельности рефрена следует автомодельность времени<sup>1</sup>.

92. Особь - временная часть, срез индивида. Индивид - временная последовательность особей. Особи слагают временной рефрен индивида<sup>1</sup>.

93. Меросемафоронт - архетип особей, гомологичных как временные части индивидов /39/, временной мерон креода /21/ как архетипа класса индивидов.

94. Голоморфа (гезамтгештальт) /39/ - рефрен меросемафоронтов, покрывающий весь таксономический универсум:

95. Голоморфа является рефреном как особей, так и индивидов.

96. Ритм характеризует динамику смысла в индивиде, смену особей в нем. По ритму можно узнать форму индивида<sup>1</sup>.

97. Индивид - траектория в голоморфе, задаваемая меросемафоронтами, которые воплощаются в особях, перерождающихся одна в другую.

98. Эпигенетический ландшафт /21/ - онтогенетический аспект фрагмента голоморфы, относящегося к данному таксону. Эпигенетический ландшафт и голоморфа находятся в отношении автомодельной симметрии<sup>1</sup>.

99. Эволюция в морфологическом понимании - изменение положения индивида в голоморфе<sup>1</sup>.

100. Генезис - представление истории, посредством разложения нелинейного времени на линейные отрезки, превращение истории в панхронию переделыванием её в предмет морфологии /6/.

101. Геометрические размеры тел слагают рефрен (логарифмы отношений соседних размерных классов постоянны /24, 30/.

102. Между размерными рядами таксонов разного ранга у Численко и между рядами Численко и рядом Сухоноса существует отношения автомодельной симметрии.

103. Распределение частот фигур реализации формы - морфологи-

ческая характеристика (ср. 70). Если генеральная совокупность фигур является реализацией одной формы (целостна), то такое распределение удовлетворяет закону Ципфа. Для характеристики такого распределения нужен объем выборки того же порядка, что и генеральная совокупность (ср. 71, /34/).

IO4. Если известно, что элементы различны адекватно ситуации, то ципфовость указывает на то, что элементы слагают целое. Если известно, что исследуется целое, то ципфовость указывает на адекватность различения.

IO5. Распределение Ципфа автомодельно.

IO6. Числа связывают физический и типологический подходы.

IO7. В физическом подходе число является количественной характеристикой, в типологическом – качественной различенностью формы (ср. I8). В физике значимо характеризуемое большими числами (массовое, часто является определяющим), в морфологии – характеризуемое малыми числами (наиболее редкое, находящееся на конце ранговых распределений – царица в муравейнике одна<sup>I</sup>).

IO8. Предположение целостности системы и наличие в ней лимитирования по некоторому фактору влекут распределения элементов структуры по Ципфу /I4/.

IO9. Распределение элементов по Ципфу – одно из необходимых, но не достаточных условий существования рефрена геометрических размеров тел (ср. IOI).

II0. Идя от физически понимаемой целостности и представления о лимитировании, можно получить важные для морфологии представления о распределении элементов по Ципфу и рефрене размеров.

III. Движение от лимитационной структуры к распределению Ципфа и рефрену размеров иллюстрирует: возможность и неизбежность перехода от физической картины мира к морфологической; сложность такого движения внутри физического подхода; освоенность физическим подходом только простейших проявлений формы.

II2. Представления о форме, фигуре, габитусе, теле, стереосисе, энлогии, энлоге, форме фигуры и фигуре формы, строении, членении, месте, пространстве, порядке, информации, времени как энлогической процессуальности, часах, онтогенезе, архетипе, прототипе, плане строения, стиле, полиморфизме, таксономическом универсуме, автомодельной симметрии, семантическом инварианте, каноне, законе, части, целом, гармонии, мероне, гомологии,



рефрене, индивиде, особи, ритме, семафоронте, голоморфе, эпигенетическом ландшафте, эволюции, генезисе, рефрене размеров тела, лимитировании и распределении Ципфа, числе, собирательных множествах, типологическом и морфологическом подходах, морфологии и морфологе, которые находятся в отношении категориальной когеренции, задают фокальные точки разворачивания общей морфологии и её реализации в конкретных дисциплинах.

### Примечания

6-I. Смысл существует в отношениях. Характер отношений между фрагментами мира и человека с ними сходны. Вещи, обогащенные отношениями - лица. Форма - "застывший смысл", то, на основе чего сопоставление существенно. 7-I. Одинаковые субстрат и структура, но разные смысл и форма у D и L цветков, кристаллов, молекул (в т.ч. аминокислот) /22, 26/. 9-I. В отличии от философии истории. 12-I. Форма ближе к *Forma formata* Гёте, фигура - к *Forma formata*. Фигуру именуют формой (администратор-формалист и т.п., пренебрежительное), форму называют фигурой (фигурное катание, пряники-важна эстетика). "Правильные употребления: геометрическая фигура тела, фигура танца, кулон в форме сердца, круглая форма Земли. Если "выражаются фигурально", метафорами - передают форму не взирая на различие фигур. 13-I. Разные фигуры силлогизма. 13-2. Формы рук простого человека и мастера различаются существенно, чем их фигуры. 16-I. Носитель языка легко различает фонемы, наука долго выделяла 1-ую и 2-ую форманты как семантический инвариант гласных (фигур речи). 17-I. Форме фонемы соответствуют разные звуки и наоборот. 18-I. Золотое сечение, ряд Фибоначчи рассматриваемые символически-формы /22, 33, 37/. 19-I. Ср. понимание гена как формы /15/. 20-I. Различные аспекты стерезиса /1/: 1) то, добавлением к чему является форма; субстрат; 2) обеднение формы, отрицание её и других фигур реализации при актуализации, условие актуализации, существования индивидов (см. 55); 3) деформация формы при воплощении (ср. 50) в т.ч. нескольких форм в одном индивиде (ср. 73 - реальный кристалл-результат взаимодействия форм теплого движения частиц и идеальной огранки); 4) порок вещи при разрушении - "фантомные боли души" (ностальния, сплин), декаденс, психопатология; ср. апейрон, хаос.



22-І. Ср.: форма-имманентное единство субъекта и объекта, то в объекте, что постигается субъектом /II/. 22-2. В форму включается функционирование, образ жизни /І8/, выделяются соответствующие мероны /28/. Для экологии, этологии важная энлогия-умwelt /4І/. 24-І. Познавательная эмпатия, включение машины в схему тела, взаимодействие, животных матери с новорожденным, хорошего врача с больным, кристаллизующегося вещества с подложкой (её тип влияет на облик кристалла - ср. 89). 27-І. В философии форма противопоставлена содержанию. Морфология как частная дисциплина раскрывает содержание через смысл, рассматривает преобразуемый формой субстрат (материю Аристотеля). 29-І. Форма человека со способностью различать частично рожденной). 30-І. Экологический кризис, аллергизация. 38-І. Гёте предложил термин морфология для учения о форме организма, ставил вопрос о создании общей морфологии /І0/. 40-І. У пикассо. 40-2. Ахматова на рисунке Модильяни. Из инвариантов узнавания строится кошка Эттнива. 40-3. Не сильно различающиеся фигуры формы предмет морфологии, существенно различные-алхимии /23/, лобные-гармониологии (ср. 33). При ориентации на форму нет портретного жанра как воспроизведения фигуры. Парадный портрет - изображение формы, желаемой портретируемым. Сравни: мизаджи/9/ в гармонии не наблюдаемы (форма безвидна), в дисгармонии - проявляются как стихии (видимая фигура). Анатомические атласы, воспроизводящие фигуры органов, удивили арабских врачей, работавших с формой. Формами являются чакры, система акупунктуры, обыденно понимаемые органы (сидит в печёнках, сердце ушло в пятки). 42-І. Строение-соотношение в целом частей, наделенных смыслом (ср. форма). Строение (но не морфология) цветков - предмет морфологии цветка. 43-І. Для Гёте морфология-движение от внешнего к постижению внутреннего. 44-І. Учение об идентификации - раздел классиологии. Отнесение экземпляра к новой или известной форме (тройники - особая форма закономерных сростков кристаллов или вариант двойников) - характеристика исследователя. 46-І. Огранка кристалла описывается несопоставимо геометрические фигуры и аналогии (нитевидный и т.п.); необходимо создание геометрии реальных кристаллов. Для описания пластинки листа нужны "ботанические" круг, треугольник; фигуру Земли описывали через шар, эллипсоид, геоид-новую гео-

метрическую форму. Устьяца эпидермиса, поры мембран и пскровов исключают евдоксовость. 50-I. Деформация форм фигур кристаллов, колоний микроорганизмов при росте в стесненных условиях. 51-I. Это ограничивает воспроизводимость результатов при смене места (важно при выяснении геометрии месторождений /20/). Наиболее различены места в доме человека. Место - положение в черед-иерархии, порядке, очереди, пространстве, времени. "Тень места" - пространство. 54-I. Богаты смыслом фазовые пространства социологии (города), культурологии (науки, искусства). 54-2. Вертикальные перемещения в социальном пространстве-смена места в иерархии. 56-I. Мерон и отношение соотносительны /28/. 56-2. Подвижное равновесие на границе раздела фаз, биологические мембраны. 58-I. Форме присуще любое число порядков. 58-2. Ср. информация - мера сходства структур /14/, произведение информации и коинформации /31/. "Информация" и "энлогия" - синонимы, но "форма" предполагает воплощение, перцептируется, присутствует везде, "логия" - активнее, тяготеет к идее, может рецептироваться. 61-I. Время и часы, место и пространство, история и генезис - переходы к сравнению через фигуру (бедную смыслом, ср. 29; 6-I). 63-I. Архетип - тип как интенционал. Тип ещё экстенционал в типологии, категория биологической таксономии, средство номенклатуры в биологии. 70-I. Формы сравниваются через распределения фигур (спектр и палеопалинологии). 71-I. Величина резонанса в молекуле определяется числом фигур структур, неразличимых по энергии. 73-I. Кристаллы галита почти всегда куб, для гипса в /38/ приведено 179 изображений. 75-I. В некоторых костях различимы тело и головка, крылья; сходно расчленение листа и его доли (ср. канторово множество, ковры Серпинского, фракталы). 78-I. В науке (у фигуры) различение части и целого невозможно. 79-I. Гармония структурно описывается через симметрии /22, 33, 37/. Фигуры классических симметрий в символическом аспекте - формы (ср. 18). Переход к обобщенным симметриям - переориентация на форму. 81-I. Грани, ребра кристалла, органы животных, ядро, оболочки атомов, префиксы-мероны. 87-I. Рефрены ветвлений растений, колоний животных /40/, элементов костюма /12/. 88-I. Сходство рядов изменчивости отражено в законах Бэра (таксономии и онтогенеза), Вавилова (таксономии и генетики) и др. 89-I. Типоморфизм /36/-

вырезание фрагмента рефрена. В биологии "форма" - указание на таксон, без обозначения его категории (в т.ч. жизненные формы, ср. 93), вырезание фрагмента рефрена. 89-2. Нотная запись-фигура формы - присутствует в данный момент на листе, музыкальная фигура - во времени и пространстве, музыкальная форма - вне времени и пространства (Моцарт одновременно слышал всё произведение). 91-I. У времен разных уровней разные фигуры /5/. Фигура потенциальной формы единственна - она вне времени.

92-I. Если форма трактуется как душа /1/, то для Востока форма индивида предстает в фигурах особей ряда поколений, для средневековой Европы у индивида в онтогенезе одна форма. По Аристотелю души сменяются в эмбриогенезе (сходство с разными животными). Это собственно метаморфоз, но вслед за Гёте, работавшим с *Forma formata* (фигурой), говорят о метаморфозе органов (видоизменения стеблей), метаморфозе в онтогенезе (у насеомых). 94-I. Таблица Менделеева, федоровские группы, треугольник Щербы, филогенетическое древо с ветвями гаметогенезов. Голоморфа - подмножество произведения рефренов (используется для исчисления пространства логических возможностей - пути выявления таксономического универсума), совокупность спиралей гологенеза. 96-I. Идентификация ритмов Солнца, седиментогенеза у строматолитов, возраста по годовым кольцам деревьев, геологического строения по данным каротажа, состояния по электроэнцефалограмме. 98-I. Учитывая очень необычные особи, такой фрагмент совпадает с целым. 99-I. Это генезис, отнесенный к показаниям часов. 107-I. Редки уродства, делящие очевидными гомологии /13/.

#### Литература

1. Аристотель. Сочинения. т. I. М., 1975, т. 3, М., 1982. 2. Виноградов В.В. Проблема авторства и теория стилей. М., 1961. 3. Выпенская Т.Д. Развитие полимерного андроцея у некоторых представителей семейства Теасеae D. Доп. Автореф. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Л., 1981. 4. Географические границы. М., 1982. 5. Гогин А.В. В кн.: Проблемы философских наук. Деп. в ВИНТИ. 22.8.1983 № 1390. 6. Грушин Б.А. Очерки логики исторического исследования. М., 1961. 7. Дворкин И.С. В кн.: Теория и методология биологических классификаций. М., 1983. 8. Дымшиц В.А. Курзал общей биологии., 43,4,1982. 9. Ибн Сина. Канон врачебной

науки т. I. Ташкент, 1981. 10. Канаев И.И. Гёте как естествоиспытатель. Л., 1970. 11. Кант И. Сочинения. т. 3. М., 1964. 12. Козлова Т.В. Художественное проектирование костюма. М., 1982. 13. Кренке Н.И. Феногенетическая изменчивость. М., 1933-34. 14. Левич А.П. Структура экологических сообществ. М., 1979. 15. Любищев А.А. Изв. Биол. НИИ при Пермском ун-те. 4., 1925. 16. Мейен С.В. В кн.: Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л., 1977. 17. Мейен С.В. В кн.: Вопросы методологии в геологических науках. Киев, 1977. 18. Мейен С.В. Журнал общей биологии. 39, 4, 1978. 19. Милитарев В.Д. См. 7. 20. Миронов Ю.П. Химия и жизнь. 10, 1983. 21. На пути к теоретической биологии. М., 1970. 22. Петухов С.В. Биомеханика. Бионика. Симметрия. М., 1981. 23. Рабинович Б.Л. Алхимия как феномен средневековой культуры. М., 1979. 24. Сухонос С.И. Знание-сила., 7, 1981. 25. Сюзюмов М.Я. Византийский временник., 22, 1962. 26. Урманцев Д.А. Симметрия природы и прирова симметрии. М., 1974. 27. Цветаева А.И. Москва., 9, 1978. 28. Чебанов С.В. НТИ, сер. 2, 10, 1977. 29. Чебанов С.В. См. 7. 30. Численко Л.Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М., 1981. 31. Шаров А.А. Семиотика и информатика., 6, 1979. 32. Ширяева И.В. В кн.: Пути повышения эффективности обучения в ВУЗе. Горький, 1980. 33. Шмелев И.П. В кн.: Пространственные конструкции в гражданском строительстве. Л., 1982. 34. Шрейдер Ю.А., Шаров А.А. Системы и модели. М., 1982. 35. Щедровицкий Г.П. Системные исследования. 1975. М., 1975. 36. Юшкин Н.П. Теория и методы минералогии. Л., 1977. 33. Ярмоленко А.Д. См. 33. 38. Goldschmidt V. Atlas der Krystallformen. В. II. Heidelberg, 1913. 39. Hennig W. Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematic. Berlin, 1950. 40. Meyen S.V. Botanical Rev., 1973, 39, 3. 41. Uexküll V.J. Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin, 1921.



## MORFOMEETRILINE ANALÜÜS PALEONTOLOOGIAS

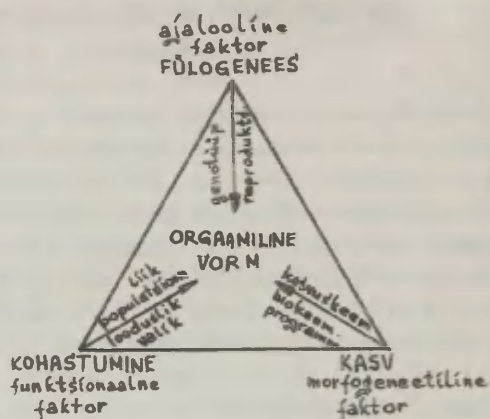
Ivar Puura

Fossiilide morfoloogiline uurimine põhineb seisukohal, et orgaaniline vorm kujuneb bioloogiliste ja keskkonnafaktorite koostoimel (joon.1). Bioloogilise liigi morfogeneesi põhijooned määrab ära geneetiliselt kontrollitud kasvuskeem. Kasvu kiirust ja kohastumuslikku muutlikkust rektsooninormi piires mõjutavad ökoloogilised tingimused. Fülogeneetiline faktor kontrollib kasvuskeemi evolutsiooni, mis realiseerub päriliku muutlikkuse ja loodusliku valiku kaudu.

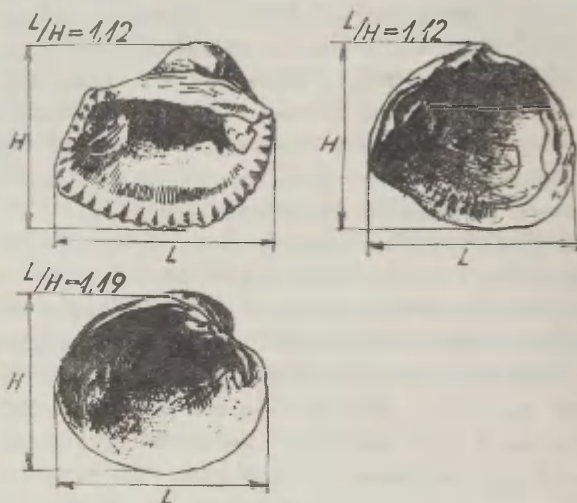
Vaadeldes iga kivistist kui vormi arengu momenti, nagu kaadrit filmilindil, saame fossiilide morfoloogiliste ja ajaliste seeriatega baasil taastada väljasurnud organismide ontogeneesi ja fülogeneesi. Et sünniks film, on tarvis palju kaadreid; et taastada morfogeneesi dünaamikat, on vaja uurida arvukat fossiilset materialit. Kümnete, sadade eksemplaride üheaegsel võrdlemisel peavad ka vilunuima silmaga spetsialistid abi otsima arvutilt. Enne aga, kui saame arvutilt tulemusi nõuda, peame oma soovid talle hästi mõistetavaks tegema. Järgnevalt tulebki juttu arvuti kasutamisest fossiilide morfoloogia uurimisel, ning salakaridest statistikameres, millele on komistanud nii mõnedki uurijad.

MORFOMEETRIA on bioloogiliste objektide mõõtmine kirjeldamaks nende kuju arvutile arusaadavas keeles. Operatsioonide mõõtmine-andmetöötlus-interpretatsioon ahelat nimetatakse MORFOMEETRILISEKS ANALÜÜSIKS. Mõõtes bioloogilist objekti, loome tema geomeetrilise mudeli. Näiteks, mõõtes objekti pikkuse ja laiuse, taandame ta riskülikule. Paleontoloogias traditsiooniliselt kasutatav mõõtemetekombinatsioon: pikkus-laius-kõrgus taandab objektide kuju risttahukale. Keeruka morfoloogiaga organismide puhul ei too need mõõtmised esile kujutähtsusi, mistõttu erineva kujuga objektid paigutuvad





Joon.1. Kolm põhifaktorit, mis mõjutavad orgaanilise vormi geneesi (Thomas, 1979).



Joon.2. Valitud parameetrite: pikkuse L ja kõrguse H suhe ei too esile uuritavate karpide kujuerinevusi (Raup&Stanley, 1978)

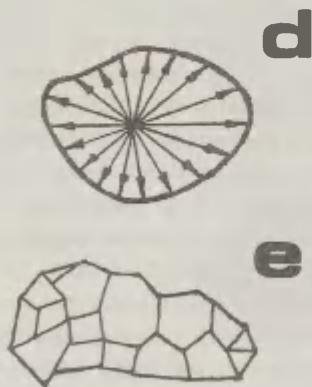
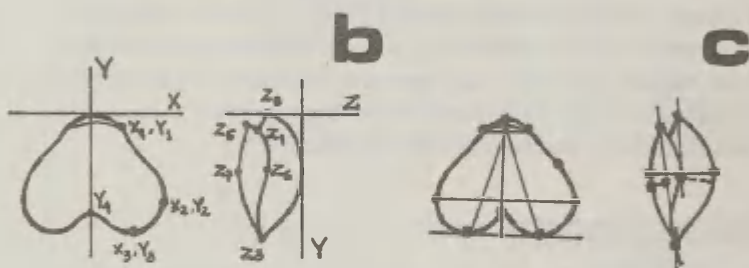
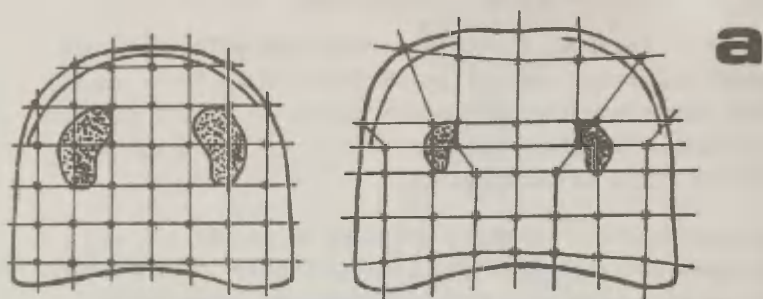
mõõdetud parameetrite järgi samasse klassi (näide 1).

Näide 1. Joonisel 2 kujutatud karpidel mõõdeti pikkus ja kõrgus. Kasutades pikkuse ja kõrguse suhet, tehti järeldus nende morfoloogilise sarnasuse kohta. On ilmne, et siin kasutatud kahemõõtmeline mudel ei too esile visuaalselt selgesti jälgitavaid kujuerinevusi.

Ebaotstarbekalt valitud meetoodika on sageli viinud lihtsustatud või vigastele järeldustele. Seda laadi eksimuste hulk on piisavalt suur külvamaks umbusku matemaatika suhtes skeptiliselt meelestatud paleontoloogide hulgas. Arvuti abiga pähkleid purustades ei tohiks teda lausa vasa-rana kasutada, muidu puruneb ka tuum. Morfomeetrilise analüüsi edu tagab eelkõige lahendatava ülesande bioloogiline lahtimõtestamine, millest lähtudes saame valida optimaalse mõõtmis skeemi ning matemaatilise aparaadi.

### Kuju modelleerimise viisid

Kuju modelleerimise all on silmas peetud bioloogilise objekti geomeetrilise mudeli loomist. Täpseima mudeli saame, kui lahutame objekti pinna punktideks: salvestades vastavad koordinaadid arvuti mälli, saab nende põhjal taastada kuvaril objekti kujutise. Selline meetod pakub praktilist huvi morfoloogilise informatsiooni täpse säilitamise võimalusena (vt. Raup, 1966, 1968, 1970). Morfomeetrilise analüüsi puhul on vaatluse all korraga suur hulk eksemplare. Siin kasutatav mõõtmismetoodika peab piisava täpsusega edasi andma objekti kuju, kuid ei tohi olla liiga tömahukas. Mõõtmis skeemi liigne keerukus raskendab ka andmetöötluse tulemuste interpretatsiooni. Optimaalse mõõtmis skeemi valik on morfomeetrilise analüüsi võtmeküsimus, mille puhul ei saa anda universaalseid retsepte. Iga organismide grupi puhul tuleb arvesse võtta kogu teadmust nende morfoloogia, morfogeneesi ja muutlikkuse kohta ning leida sobivad parameetrid, mis kirjeldaksid ilmekalt nii objekti kuju, kui ka selle võimalikke muutusi.



**Joon.3.** Fossilide kuju  
geomeetrilise kirjeldamise  
võimalusi: eurüpteruse onto-  
geneesi kirjeldav koordinaatide  
teisendus (a), brahhiopoodi  
Dicoelosia kuju kirjeldamine  
ristkoordinaatide (b) ja joon-  
mõõtmete (c) abil, ostrakoodide  
piirjoone kirjeldamine vektorite  
võrgu (d) ja hulknurkade võrgu  
(e) abil (Brower&Veinus, 1978;  
Scott, 1980; Siegel&Benson, 1982)

Morfomeetria klassikasse loetud töös "On Growth and Form" pakub D'Arcy Thompson (1917) välja koordinaatsüsteemi teisenduse ontogeneetiliste kujumuutuste kirjeldamiseks. (joon.3a). Matemaatilise keerukuse tõttu ei ole see meetod kuigi laialdast praktilist rakendust leidnud. Brower ja Veinus (1978) ning Benson ja Chapman (1982) kirjeldavad objekti kuju tema kontuuril fikseeritud homoloogiliste punktide abil. (joon.3b). Objektide võrdlemine taandub siin homoloogiliste punktide koordinaatide võrdlemisele. Faktoranalüüsiga saab välja selgitada uuritava valimi muutlikkusefaktorid ning teha järeldusi ontogeneetiliste kujumuutuste kohta. Lihtsa kujuga objektide puhul on sageli otstarbekas kasutada joonmõõtmete võrku (joon.3c), töödeldes mõõtmistulemusi faktoranalüüsi või teiste matemaatiliste meetoditega (vt.näide 2). Ebakorrapärase kujuga organisme on kirjeldatud fikseeritud punktist lähtuvate vektorite võrguga (joon.3d) või objekti pinda katvate hulknurkade võrguga (joon.3e). Vektorandmete töötlemiseks sobivad harmooniline analüüs (vt. Kaesler & Waters, 1972) ja faktoranalüüs.

### Matemaatiline aparaat

Kaasaegsete morfomeetriliste meetodite matemaatiliseks aparaadiks on mitmemõõtmelised statistilised meetodid. Ühe- ja kahemõõtmeline analüüs leiavad rakendust mõningate spetsiaalsete ülesannete lahendamisel ning abimeetoditena mitmemõõtmelise analüüsi juures. Vormimuutuste uurimiseks sobib hästi FAKTORANALÜÜS, teised meetodid (dispersioon-, diskriminant-, ning kanooniline analüüs jt.) leiavad rakendust taksonoomias. Faktoranalüüsi (FA) ideed illustreerib joonis 4. Kandes ristkoordinaadistikus telgedele mõõtmete väärtused, seame igale indiviidile vastavusse punkti selles teljestikus. Kahe tunnuse puhul piisab kahest teljest, m tunnuse puhul läheb vaja m koordinaattelge. Faktorid on punktidest moodustava m-mõõtmelise ellipsoidi teljed. FA ülesandeks on teisendada m muutujat ( $x_1, \dots, x_m$ ) uueks p muutujat sisaldavaks tunnustekomplektiks, tingimusel, et uued muutujad e. faktorid ( $F_1, \dots, F_p$ )

oleksid üksteisest sõltumatud ning paikneksid dispersioonide vähenemise järjekorras. Iga faktor on lineaarkombinatsioon m lähtetunnusest. Kuna esimesed faktorid haaravad põhiosa dispersioonist, on nendega haaratud kogu oluline informatsioon. Seega võimaldab faktoranalüüs vähendada muutujate arvu ilma olulise informatsioonikaota. FA matemaatilist tagapõhja on kirjeldatud mitmes eestikeelses töös (Tiit, Parring, 1976; Traat, 1978). Vastavad programmid on töösse rakendatud vabariigi arvutuskeskustes. Hea ülevaate FA paleontoloogilistest rakendustest annavad Reymenti (1980) ja Temple'i (1982) tööd. Faktoranalüüsi interpretatsiooni illustreerib näide 2.

Näide 2. Eesti siluri brahhiopoodi Dicoelosia biloba valimi muutlikkuse morfomeetriline analüüs.

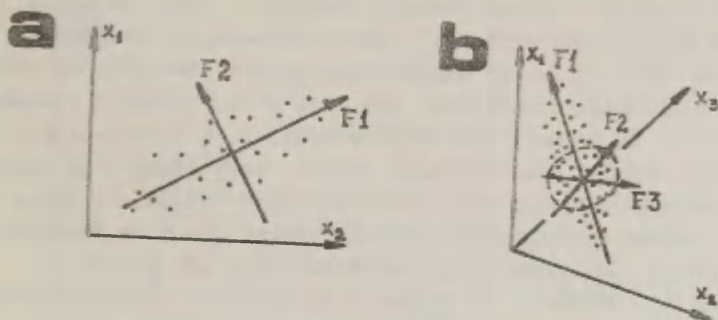
Material: Proov 140 Dicoelosia biloba (L.) eksemplariga  
Ikla puuraugu sügavusintervallist 276.0-276.1 m  
(Wenlock, Jaani lade)

Mõõtmine: Brahhiopoodi kuju on edasi antud kaheksa joon-  
mõõtmega  $X_1, \dots, X_8$  abil (joon.5a).

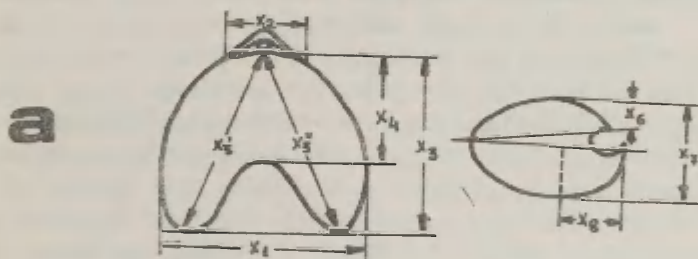
Andmetöötlus: Mõõtmistulemused sisestatakse arvutisse objekt-tunnus maatriksina. Ühemõõtmelise analüüsiga selgitatakse välja iga mõõdetud tunnuse jaotuse tüüp. Kuna faktoranalüüs nõuab normaaljaotust, tuleb vajaduse korral lähteandmeid teisendada (näiteks logaritmiriigi teel). Et suurema absoluutväärtusega mõõtmete dispersioon ei varjutaks väiksema suurusjärgu mõõtmete oma, on otstarbekas mõõtmed standardiseerida, kasutades teisendust  $X' = (X - \mu) / \sigma$ , kus  $\mu$  ja  $\sigma$  tähistavad vastavalt antud tunnuse keskvaartust ja standardhälvet, ning  $X$  ja  $X'$  vastavalt mõõdetud ja standardiseeritud tunnuse väärtust iga indiviidi puhul. Järgneb faktoranalüüs.

Interpretatsioon. FA tulemused trükitab arvuti välja faktor-maatriksina (joon.5b). Faktorkaalud maatriksi tulpades näitavad iga mõõdetud tunnuse mõju antud faktorile. Iga tulba all on protsentides näidatud osa kogudispersioonist.





**Joon.4.** Faktorid kahele mõõdetud tunnusele vastavas kahemõõtmelises ruumis (a) ning kolmele tunnusele vastavas kolmemõõtmelises ruumis (b). Esimene faktor  $F_1$  on orienteeritud maksimaalse dispersiooni sihis, iga järgnev risti eelmistele.



	F1	F2	F3	
<b>a</b>				
X1	.94	.01	-.01	X1 - karbi laius
X2	.82	-.08	.54	X2 - aarea laius
X3	.97	.01	-.09	X3 - karbi pikkus
X4	.88	.07	-.07	X4 - pikkus keskteljel
X5	.96	.02	-.10	X5 - loobuste pikkus
X6	-.23	.96	.08	X6 - dorsaalkaane kumerus
X7	.80	.23	-.11	X7 - paksus
X8	.82	.00	-.10	X8 - max. kumeruse punkti kaugus apeksist

Faktori poolt kirjeldatud osa kogudispersioonist (protsentides)

69.2 12.3 4.4

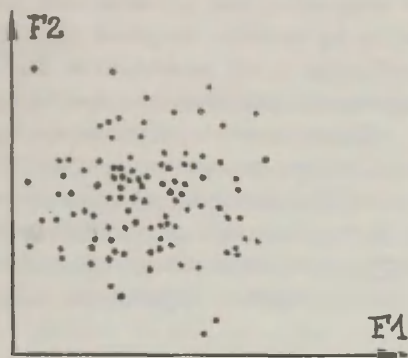
**Joon.5.** a) Brahhiopoodi *Dicoelosia biloba* (L.) kuju kirjeldamine kaheksa joonmõõtmelise abil. b) Faktormaatris: faktorkaalud tulpades näitavad mõõdetud tunnuste osakaalu.

mille kirjeldab antud faktor. Käesoleval juhul hõlmavad kolm esimest faktorit 86% kogudispersioonist. Esimene faktor (F1) kirjeldab 69% dispersioonist. Suured positiivsed faktorkaalud maatriksi esimeses tulbas lubavad esimest faktorit interpreteerida KASVUFAKTORINA. Kasvufaktor kirjeldab objekti dimensioonide üldist suurenemist ning tema proportsioonide muutumist ontogeneesis. Ontogeneetiliste kujumuutuste interpreteerimiseks kõrvutagem mõõtmiskeemi (joon.5a) faktorkaaludega maatriksi esimeses tulbas (joon.5b). Mõõtmete X1 (laius), X3 (pikkus), X5 (loobuste pikkus) faktorkaalude lähedus annab tunnistust vastavate dimensioonide peaaegu isomeetrilisest suurenemisest.

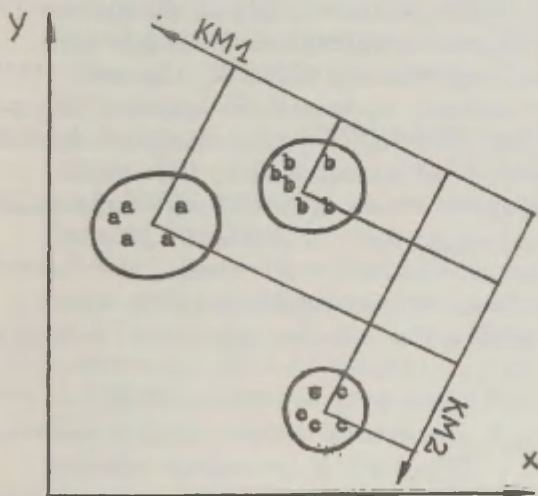
Märgatavalt madaamad X2 ja X4 faktorkaalud näitavad aarea laiuse suhtelist vähenemist ning loobusi lahutava väljalõike süvenemist. Faktorkaalude X7 ja X8 madalad väärtused iseloomustavad karbi profiili üldist lamenemist, millega kaasneb maksimaalse kumeruse punkti nihe aarea suunas.

Faktor F2 on risti faktorile F1 (vt.joon.4), kirjeldades seega kasvust sõltumatut muutlikkust. Faktormaatriksi teises tulbas leiab see kajastust suurusega seotud dimensioonide faktorkaalude madalate väärtustena. Faktorkaalu X6 domineerimine lubab F2 interpreteerida kui dorsaalkaane kumeruse faktorit. Faktor F3 kirjeldab üsna väikese osa kogudispersioonist, iseloomustades eelmiste faktorite poolt kirjeldamata jäänud muutlikkust. Faktorkaalude järgi otsustades on suurima muutlikkusega tunnuseks dorsaalkaane kumeruse järel aarea laius. Teised tunnused varieeruvad mõõdukalt.

Lisaks faktormaatriksile trükitab arvuti välja indiviidide faktorkaalud - indiviidide koordinaadid uues, faktoriteljestikus. Need koordinaadid määravad ära antud valimile vastava punktisarve faktoriruumis. Selle punktisarve projektsioone saab kujutada graafiliselt tasapinnal. Joonisel 6 on kujutatud uuritavale valimile vastava punktisarve projektsioon faktoritega F1 ja F2 määratud tasandile. Iga punkti asend telgede suhtes viitab vastava eksemplari kujuiseärasustele. Punktide paigutus kasvufaktori F1 telje sihis



Joon.6. Brahhiopoodi *Dicoelosia biloba* valimile vastava punktisarve projektsioon faktoritega  $F_1$  ja  $F_2$  määratud tasandile. Iga punkti paigutus telgede suhtes iseloomustab vastava eksemplari suurust ja kuju.



Joon.7. Kanoonilised muutujad  $KM_1$  ja  $KM_2$  eristavad valimeid paremini, kui mõõdetud tunnused  $x$  ja  $y$ .

väljendab brahhiopoodide suurust: mida parempoolsem punkt, seda suuremale eksemplarile ta vastab. Paigutus faktori F2 sihis näitab karbi dorsaalkaane kuju: punktiparve ülemisse ossa koondunud punktid vastavad kaksikkumeratele, alumises osas paiknevad punktid - nõguskumeratele karpidele. Punktiparve järgi saab otsustada valimi homogeensuse üle: kui parve piires eralduvad koondunud punktide grupid, on tegu heterogeense valimiga. Kui vaatluse all on mitmete liikide eksemplare, koonduvad morfoloogiliselt erinevate liikide valimid faktorruumi eri piirkondadesse (Мустейкис и Пуура, 1983) .

Taksonoomiliste ülesannete lahendamiseks sobib hästi KANOONILINE ANALÜÜS. Kanoonilise analüüsi põhimõtte sarnaneb faktoranalüüsi omale: antud morfoloogiliste tunnustega määratud ruumis leitakse lähtetunnuste lineaarkombinatsioonina uued, kanooniliste muutujate teljed. Kui faktoranalüüsi puhul olid teljed orienteeritud maksimaalse dispersiooni sihis, siis kanooniliste telgede orientatsioon on leitud kanooniliste muutujate vahelise korrelatsiooni maksimiseerimise teel. Selline telgede orientatsioon võimaldab valimeid paremini eristada, kui vahetult mõõdetud tunnused. (joon.7). Kanoonilise analüüsi matemaatilist aparaati vaadeldakse McCammoni töös (Мак-Кеммон, 1973) Teisi klassifikatsiooni-meetodeid (dispersioon-, diskriminantanalüüs, üldistatud kauguse meetod, mitmesugused rühmitamismeetodid) käsitletakse Milleri ja Kahni (Миллер и Кан, 1965) , Krumbeini ja Graybilli (1965) ning Raupi ja Stanley (1978) töödes. Hea ülevaate morfomeetrilise analüüsi taksonoomilistest ja biostratigraafilistest rakendustest annavad Reymenti (1969, 1980) tööd.

Kirjandus

- Benson, R.H., Chapman, R.E. 1982. On the measurement of morphology and its change. *Paleobiology*, 8:328-339.
- Brower, J.C., Veinus, J. 1978. Multivariate analysis of allometry using point coordinates. *J. Paleont.*, 52:1037-1053.
- Kaesler, R.L., Waters, J.A. 1972. Fourier analysis of the ostra-code margin. *Am. Geol. Soc. Bull.*, 83:1169-1178.
- Krumbein, W.C., Graybill, F.A. 1965. An introduction to statistical models in geology. New York, 475p.
- Raup, D.M. 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *J. Paleontology*, 40:1178-1190.
- Raup, D.M. 1968. Theoretical morphology of echinoid growth. *Paleontol. Soc. Mem.*, 2; *J. Paleontology*, Suppl. 42(5):50-63.
- Raup, D.M. 1970. Modeling and simulation of morphology by computer. *Computers in paleontology*. Chicago, p.71-83.
- Raup, D.M., Stanley, S.M. 1978. Principles of paleontology. San Francisco, 481 p.
- Reyment, R.A. 1969. Biometrical techniques in systematics. Uppsala Univ. *Palaeont. Instn. Publ.* Uppsala, p.542-587.
- Reyment, R.A. 1980. Morphometric methods in biostratigraphy. London e.a., 175 p.
- Siegel, A.F., Benson, R.H. 1982. A robust comparison of biological shapes. *Biometrics*, 38:341-350.
- Temple, J.T. 1982. Ordination of palaeontological data. *Misc. Pap. Geol. Soc. London*, 14:224-236.
- Thomas, R.D.K. 1979. Morphology, constructional. In: The encyclopedia of paleontology. Stroudsburg, p.482-487.
- Thompson, D'Arcy W. 1917. On growth and form. Cambridge, 793 p.
- Tiit, E., Parring, A. 1976. Matemaatilise statistika IV. Tartu, 81lk.
- Traat, I. 1978. Faktoranalüüs. Programme kõigile XIV. Tartu, lk.50-63.
- Мак-Кеммон Р. 1973. Главные компоненты. В кн.: Модели геологических процессов. М., с.76-95.
- Миллер Р., Кан Дк. 1965. Статистический анализ в геологических науках. М., "Мир".
- Мустейкис П., Пуура, И. 1983. Брахиоподы рода *Dicoelosia* из силура Прибалтики. *Изв. АН ЭССР, Геология*, 32:138-146.



POPULATSIOONIMORFOLOOGIA JA ÖKOLOOGIA :  
SEOSEID JA METODOLOOGILISI PROBLEEME

Raivo Mänd

Populatsioonimorfoloogia kui morfoloogia spetsiifilise haru tekkimine sai üldse võimalikuks tänu populatsioonikontseptsiooni üldisele võidukäigule bioloogias. Morfoloogiliste tunnuste populatsioonilise muutlikkuse uurimise teoreetilised alused töötati käesoleva sajandi 30-ndail ... 40-ndail aastail välja I.I.Schmalhauseni ja teiste evolutsionistide poolt. Täie selgusega aga tõstatas uue, populatsioonilise suuna loomise vajalikkuse küsimuse morfoloogias A.V.Jablokov alles 60-ndail aastail (Яблoкoв, 1966a,b, 1970, 1971, Яблoкoв, 1973 ). Viimastel aastatel on morfoloogia teoreetilise ja metodoloogilise aparaadi täiustamiseks ja kaasaja nõuetele vastavuse parandamiseks palju ära teinud K.Paaver (Паавер, 1976, 1978, 1979, 1980). Seoses evolutsioonilise morfoloogia ( EM ) küsimuste põhjaliku läbitöötamisega teoreetilises plaanis on viimati nimetatute täpselt ära näidanud ka populatsioonimorfoloogia ( FM ) koha üldises teaduste süsteemis. K.Paaveri määratluse järgi uurib EM evolutsiooniprotsessi morfoloogilisi seaduspärasusi evolutsioonilise divergentsi kõigil tasemetel, arvestades kõiki muutusi, mis toimuvad individuaalse arengu mistahes perioodil ja mis avalduvad morfoloogilise organisatsiooni mistahes tasemetel (Паавер, 1978, c.71 ). EM-le on seni olnud omase väga suuremastaabiline ajaskaala, mis suudab haarata üksnes makroevolutsioonilisi muutusi. See aga jätab tähelepanu alt välja elementaarsed evolutsioonilised protsessid, mis toimuvad populatsioonides. Seda vastuolu ületama ongi kutsutud FM kui EM spetsiifiline haru, mille peaülesanne seisneb loomapopulatsioonide isendite ja tõugude struktuuritunnuste muutlikkuse uurimises, eelkõige aga populatsioonide keskmiste fenotüüpide muutumise astme, suundade, tempo ja adaptiivse tähtsuse väljaselgitamises (Паавер, 1978, c.72 ). R.Lewontin märgib: "Seniajani, kuni me veel ei suuda täpselt kindlaks määrata populatsioonidevahelisi genotüübilisi erinevusi fenotüübilise divergentsi eri tasemetel, ei saa me asuda liigitekke kvantitatiivse geneetilise teooria loomisele. Ja isegi siis,

kui me õpime mõõtma genotüübilisi erinevusi, on see alles algus, sest lõppkokkuvõttes on meil vaja selgitada, kuivõrd on teatavad geneetilised erinevused seotud vastavate reproduktiivsete ja ökoloogiliste tunnustega, mis eristavad kaht liiki" (Левонтия, 1978, с. 168). FM alustab veelgi kaugemalt ja pöörab põhitähelepanu just fenotüübilisele muutlikkusele, võttes aluseks asjaolu, et looduslik valik ja sellega seoses ka päriliku informatsiooni hindamine looduses käib nimelt fenotüüpide kaudu. Seega peame kõigepealt õppima õigesti mõõtma populatsioonide fenotüübilisi erinevusi.

FM kui sünteetiline distsipliin on lahutamatu seotud paljude teiste bioloogiaharudega, eriti aga kolmega neist: populatsiooniökoloogiaga, populatsioonigeneetikaga ja liigisisese ehk gamma-taksonoomiaga. Seoses sellega on FM olemuse ja perspektiivide täielikumaks iseloomustamiseks vajalik tema eesmärkide edasihe konkretiseerimine koos peamiste tunnetuslike ja rakenduslike funktsioonide piiritlemisega ja tema seoste täpsustamine teiste populatsioonibioloogia harudega, eeskätt nendega, mis oma järelduste tegemisel samuti kaudavad morfoloogiliste andmete analüüsi (Лаврен, 1976, с. 163). Käesolevate ridade autoril on viimaste aastate jooksul seoses lindude populatsioonimorfoloogiliste uuringutega kinnistunud rida seisukohti, mis loodetavasti aitavad paremini mõista FM seost ökoloogiaga, eriti just populatsiooniökoloogiaga.

Esimene seos tuleb ilmsiks juba uuritavate objektide ja tunnuste valikul. FM meetod esitab oma uurimisobjektidele rea spetsiifilisi nõudeid.

1. Peab olema võimalik suhteliselt lühikese aja (näiteks sigimistsükli mingi faasi) jooksul koguda statistilise töötuse jaoks piisav massiline materjal. See tingimus selekteerib elusorganismide hulgast välja need, keda esineb küllaltki väikesel territooriumil hulgaliselt, on kergesti leitavad ja tabatavad (näiteks koloniaalsed merelinnud).

2. Uuritavad tunnused peavad olema kergesti ja täpselt mõõdetavad. Mõõtmistehnika lahutusvõime peab olema oluliselt täpsem tunnuse individuaalsest varieeruvusest.

3. Uuritavate tunnuste pärilikkus ja nende korrelatiivsed seosed teiste tunnustega peavad olema põhjalikult tundma õpi-

tud.

4. Paljude probleemide lahendamisel ei ole mõeldav ka indiviidide surmamine või mistahes traumeerimine.

5. Vaadeldava liigi ökoloogia, eriti aga populatsiooni ökoloogiline struktuur peab olema vägapõhjalikult läbi uuritud.

Kõik need tingimused kokku kutsuvad vältimatult esile nn. mudelliikide ja modeltunnuste vajalikkuse. Loetletud viiest põhitingimusest viimane tuleneb otseselt asjaolust, et enamiku morfoloogiliste tunnuste geograafiline (sealhulgas populatsioonidevaheline) ja annuaalne varieeruvus on oluliselt väiksem kui populatsioonisisene individuaalne muutlikkus. Viimane on aga tihedalt seotud populatsiooni ökoloogilise struktuuriga. Vaatleme seda küsimust lähemalt.

Üheks olulisemaks populatsiooni struktuuri osiseks on tema vanuseline koosseis. Enamik morfoloogilisi tunnuseid muutub isendi ontogeneesi vältel oluliselt. S.S.Švarts jt. märgivad: "...uurides keskkonna mõju organismile, ei piisa üksipäini täiskasvanud isendite võrdlemisest. Võrdluse objektiks peab olema arengukäik" (Шварц и др., 1965). Populatsioonimorfoloogiliste uuringute üheks suunaks ongi individuaalse muutlikkuse struktuuri ja ulatuse hindamine ja põhjendamine, arvestades selle ontogeneetilist dünaamikat. K.Paaver märgib, et orgaanilist vormi tuleb vaadelda kui morfoprotsessi ja populatsiooni iseloomustada tema isendite struktuuritunnuste muutumise keskmiste trajektooride järgi kogu postnataalse eluperioodi jooksul (Паавер, 1978, c.74). Jäeb lisada, et vanusliku muutlikkuse uurimisel on EM jaoks veel täiesti omaette tähtsus, nimelt ontogeneesi ja fülogeneesi vaheliste seoste väljaselgitamisel.

Enamiku kõrgemate organismide populatsioonide täpse vanuselise koosseisu (ja ka muu struktuuri) kindlakstegemine on töömahukas ja aeganõudev ülesanne, mille täitmine on võimalik ja otstarbekas üksnes mitme uurija ühiste pingutuste tulemusel ühtse pikaajalise kompleksprogrammi raames. Siin omab erilist tähtsust väheste mudelliikide igati läbimõeldud valik. Suurt efekti annab siinjuures tsentraalsete uurimisasutuste teadurite koostöö looduskaitsealade töötajatega.

PM seisukohalt väga tähtis on populatsiooni soolise struktuuri tundmine, sest mitmete loomarühmade juures sageli näiliselt puuduvale soolisele dimorfismile vaatamata on suur osa morfoloogilisi tunnuseid soost tugevasti sõltuvad.

Vaja on tunda populatsiooni sotsiaalset või hierarhilist koosseisu, kuna väga sageli seostuvad morfoloogilised tunnused sellega, millist rolli etendab üks või teine isend populatsiooni taastootmises või mingite ressursside kasutamises.

Eelmiste struktuuriosistega on tihedalt seotud populatsiooni territoriaalne struktuur. On näidatud morfoloogilisi erinevusi tsentrit ja perifeerset ala asustavate isendite vahel (näiteks linnukolooniates), mis omakorda on seotud isendite agressiivsusega, kogemustega, vanusega jm. omadustega.

Kindlasti tuleb arvestada populatsiooni kronograafilise ehk ajalise struktuuri mõju morfoloogilistele parameetritele. Kõik populatsiooni individid asuvad mistahes fikseeritud ajahetkel alati erinevais elutegevuse (näiteks sigimistsükli) faasides. Pole saladus, et erinev asupaik populatsiooni elutegevuse ajalises struktuuris on tihti seotud mitte üksnes isendite morfoloogiliste erinevustega, vaid ka paljude ökoloogiliste parameetritega, näiteks sigimisedukusega.

Oluline on ka populatsiooni biotoobilise struktuuri tundmine, eriti eürütoopsetel liikidel. Paljudel juhtudel on isendite struktuuritunnused sõltuvuses konkreetsest elupaigast, mida ta asustab. Erijuhuks on näiteks mitmete pigmentatsiooninähtude otsene sõltuvus kättesaadavatest toiduobjektidest.

Peale populatsiooni ökoloogilise struktuuri on morfoloogiliste andmete analüüsil vaja arvestada ka populatsiooni dünaamikat teiste sõnadega seda, kas uuritav populatsioon asub parajasti progresseeruvas, regresseeruvas või stabiilses faasis. Morfoloogiliste tunnuste muutlikkuse seos populatsiooni dünaamikaga on praegu alles kaunis ähmane ja seda selgitama on kutsutud nimelt PM.

Niisiis, populatsioonidevahelisi fenotüübilisi erinevusi ja populatsioonisiseseid elementaarseid valikuprotsesse tuleb tingimata analüüsida konkreetsete populatsiooniökoloogiliste andmete taustal, kasutades mitmesuguste segavate või moonuta-



vate mõjude kõrvaldamiseks matemaatilisi ja eksperimentaal-  
seid meetodeid. Ka W. Bocki (1977) ja F. Jamesi (1982) arvates  
on parimaks morfoloogia ja ökoloogia seose aluseks olevate  
mehhanismide uurimise meetodiks väliekperiment liigisisese  
tasemel. Selle nõudega haakub tihedalt ka võrreldavate mater-  
jalivalimite statistilise representatiivsuse tagamise prob-  
leem.

Kõigest eeltoodust järeldub, et PM kui noor ja väheküps  
teadusharu on praegu veel ohtlik valdkond, mida viljeldes  
algaja uurija võib kergesti libastuda eksijäreldustele (näi-  
teks "avastada" mingi valikuvormi seal, kus seda tegelikult  
ei ole).

PM ülesannete hulka kuulub loodusliku valiku mehhanismi-  
de ja seaduspärasuste detailne analüüs looduslikes populatsi-  
oonides. Nii nagu valikulisi protsesse tuleb vaadelda popu-  
latsiooni ökoloogilise struktuuri taustal, nii tuleb populat-  
sioonide fenotüübilist muutlikkust omakorda vaadelda loodus-  
liku valiku taustal. Seda tingib loodusliku eliminatsiooni-  
protsessi eriline omadus: tema polüstadiaalsus. Tänapäevaste  
ettekujutuste kohaselt muutub loodusliku valiku suund ja in-  
tensiivsus pidevalt nii isendite ontogeneesi jooksul kui ka  
sessooni või aastate jooksul. Sealjuures esinevad nn. kriiti-  
lised perioodid, millal valiku surve ajuti järsult kasvab.  
Kriitilised perioodid on seotud indiviidide hüppeliste üle-  
minekutega ühest ökoloogilise niširuumi piirkonnast teise  
(näiteks linnupoegade koorumine munast, nende lennuvõimestu-  
mine, esimene ränne jne.). Igale etapile on omane spetsiifi-  
line ökoloogiliste valikufaktorite komplekt. Iga faktor võib  
uuritavat tunnust "nihutada" ise suundades, kusjuures üksi-  
kute faktorite osatähtsus erinevatel arenguetappidel pide-  
valt vaheldub. Siit loodusliku valiku kui kompleksse resul-  
tantnähtuse veel üks spetsiifiline omadus: tema polüfaktori-  
aalsus. Valikufaktorite osatähtsus varieerub tugevasti mitte  
üksnes ajaliselt, vaid ka ruumiliselt: geograafiliselt ja  
biotoobiliselt. Seejuures on teada üllatavalt vähe loodusliku  
valiku juhtumeid, kus selekteeriv agent ja valiku objekt  
oleksid kindlalt teada (Wright, 1978).

Loodusliku eliminatsiooni kahest nimetatud omadusest -



polüstadiaalsusest ja polüfaktoriaalsusest - tulenebki veel üks PM seos ökoloogiaga . Populatsioonimorfoloog peab põhjalikult tundma uuritava liigi bioloogiat, tema ökoloogilisi suhteid ümbritseva keskkonnaga igal eluetapil. Mõnikord sunnib andmetiku põhjalik ökoloogiline analüüs näiteks hoopis uue pilguga vaatama looduses sageli ette tulevatele näiliselt mittevalikulise eliminatsiooni juhtudele.

Oleks väärt arvata, et kahe kõneall oleva teaduse seosed piirduvad sisenditega, mida PM saab ökoloogialt. Kaugeltki mitte. PM-l on ka oma väljundid ökoloogia tarbeks. Tihti annab just morfoloogiliste erinevuste, nihete või seaduspärasuste kindlakstegemine esmast informatsiooni populatsioonis varjatult esinevate ökoloogiliste nähtuste või protsesside kohta, rääkimata paljudest juhtudest, kus morfoloogilised tunnused etendavad populatsiooni ökoloogilise struktuuri uurimisel esmajärgulist osa.

Võttes arvesse PM tihedat seost ökoloogiaga, leiab autor, et võimaluse korral tuleb kõrgemate organismide populatsioonimorfoloogilisi uuringuid läbi viia:

- 1) piisavalt pika perioodi jooksul;
- 2) piisavalt ulatuslikul territooriumil;
- 3) massilisel materjalil, et võimaldada avastada ka nõrku valikukomponente;
- 4) analüüsides valikut ontogeneesi kõigil etappidel;
- 5) arvestades ökoloogiliste faktorite mõju andmestikule, järelikult tihedas koostöös ökoloogidega;
- 6) arvestades tunnustevahelisi korrelatiivseid ja allomeetrilisi seoseid;
- 7) laialdaselt kasutades eksperimente looduslike populatsioonidega.

ÖKOMORFOLOOGIAST JA ÖKOLOOGILISEST  
GENEETIKAST  
Toomas Frey

Oleme harjunud käsitlemisega, mille kohaselt ökoloogia uurib organismide suhteid teiste organismide, (bioloogiliste tegurite) ja elutu välise keskkonnaga (abiootiliste teguritega), kusjuures nende tegurite mõju hinnatakse muutuste järgi uuritavate organismide või populatsioonide arvukuses, toitumises, kasvukiiruses jms. kvantitatiivsetes tunnustes. Sedamööda kuidas ökoloogia on edasi arenenud, on üha enam arvestama hakatud ka kvalitatiivsete tunnustega (käitumis-avaldused, ökofüsioloogilised kohanemisreaktsioonid). Viimase aastakümne ökoloogias on tähtis koht ökoloogilistel kohastumistel, millel erinevalt ajutistest kohanemistest ol geneetilistel muutustel põhinev pöördumatu või vähemalt püsiv iseloom.

Füsioloogilised ja eriti morfoloogilised kohastumised on paelunud biolooge juba alates Darwinist (1862), kuid alles viimasel aastakümnel on geneetika ja ökoloogia mitte ainult sügavalt sisse tunginud paljudesse bioloogiaharudesse, vaid ka vastastikku lähenenud. See asjaolu ongi põhjustanud ökoloogilise geneetika kui iseseisva distsipliini käsitamist (Ford, 1964, 1971, 1975,; Stern, Tigerstedt, 1974; Жученко, 1980). Need autorid peavad vajalikuks välja töötada organismide adaptatsiooni kui üheaegselt modifikatsioonilise (ontogeneetilise) ja genotüübilise (fülogeneetilise) muutlikkuse ökoloogilise juhtimise printsiibid. Nimelt üha süveneb aramus, et näiteks taimede geneetilise potentsiaali realiseerumise üksikasjade tundmine (seoses väliskeskkonna teguritega) on keskse tähtsusega olemasolevate liikide kasvukiiruse ja üksikute organite (näit. mugulate) osatähtsuse kujunemise seisukohalt.

Tuleb tunnistada, et paljudes seisukohtades ja taotlustes ei erine ökoloogiline geneetika nimetamisväärselt populatsioonigeneetikast, kuid lisaks ökoloogilisele juhtimise

taotlusele jääb ökoloogilise geneetika vaatevälja laiem objektivalik, kuhu mahuvad ka inimese poolt aretatud vormid ja looduslikud liigid nende populatsioonigammas üle mitme erineva ökosüsteemi. Küllap on erinevus selleski, et ühes valitseb statistilise kirjeldamise ja teises dünaamilise seostamise taotlus.

Ökoloogilise geneetika üheks sõlmprobleemiks on morfogeneesi variantide (mis viivad välja konkreetsetele morfoloogilistele adaptatsioonidele) tingimine väliskeskonna tegurite poolt.

Asi on selles, et pärandub mitte tunnus kui selline, vaid üksnes geneetiliselt määratud organismi reaktsiooninorm, mille all mõistetakse morfoloogilise varieeruvuse võimalikku ulatust, s.o. fenotüübilist valimit, mis antud geneetilise informatsiooni (genotüübi) puhul võivad keskkonnatingimuste kõikvõimalikes variantides realiseeruda. Teiste sõnadega, reaktsiooninorm on vaadeldava genotüübi modifikatsioonilise muutlikkuse ulatuvus. (Uue reaktsiooninormi kujunemine seostub genotüübilise muutlikkusega). Niisiis, kui ökoloogiline geneetika tegeleb erinevaid fenotüüpe vormiva morfogeneesi väliste reguleerijatega, siis populatsioonigeneetika uurib reaktsiooninormi (ja adaptatsiooni) välja kujunemise käiku ja geneetilist arhitektuuri. Lisaks sellele võib näha erinevust asjaolus, et populatsioonigeneetikut huvitab kogu muutlikkus kõigis oma ilmingutes, ökoloogiline geneetika vaatleb aga eeskätt neid modifikatsioonilisi ja genotüüpilisi muutusi, millel on adaptatiivne väärtus.

Adaptatsiooniprotsessi iseloomustab kahe vabadusastme olemasolu. Tänu modifikatsioonilisele muutlikkusele suudab taim või loom küllaltki kiiresti kohaneda vaadeldavas situatsioonis ülevalitsevalt mõjuvate teguritega, genotüübiline muutlikkus aga võimaldab välja kujundada niisugust genotüüpi, mis suudab normaalselt talitleda tingimustes, kus esialgne genotüüp osutus sobimatuks või halvastikohastunuks. Seega on modifikatsioonilisel muutlikkusel katsetav, genotüübilisel aga fikseeriv iseloom. Nende kahe muutlikkuse baasil kujunevat kohanemis- ja kohastumisvõimet nimetatakse ka adaptatiivseks

reaktsiooninormiks (Жученко , 1980).

Adaptatiivne reaktsiooninorm on seda suurem, mida kergemini liik kohaneb või kohastub. On ilmne, et mida püsivamad on välised tunnused erinevatele keskkonnatingimustele vaatamata, (täpsemalt - mida vähem on varieeruvus erinevate kasvupaikade vahel võrrelduna varieeruvusega sama kasvupaiga piires), seda vähem on modifikatsioonilise muutlikkuse osa adaptatiivses reaktsiooninormis. Teiselt poolt, mida selgemini avaldub geneetiline polimorfism (nagu näiteks harilikul kuusel), seda suurem on liigi gemtööbilisest muutlikkusest tulenev kohastumispotentsiaal (populatsioonisisese ümberkorraldumise teel). Praktika seisukohalt on esimesel juhul vähe väljavaateid vaadeldava liigi kasvu ja arengu juhtimiseks ökoloogiliste vahenditega ja teisel juhul on tegemist hea lähtematerjaliga selektsiooniliseks tööks.

Kui uurimisobjektiks on geenide adaptatiivse kompleksi sõltuvus keskkonnatingimustest ehk ökoloogiline muutlikkus ja selle realiseerumine olenevalt geograafilistest ja kliimaatilistest teguritest, on tegemist geneetilise ökoloogia ehk genökoloogiaga (Heslop-Harrison, 1964), kui aga peatähelepanu koondub geenide ja nende baasil kujuneva fenotüübi vastastikuse mõju selgitamisele, nimetatakse suunda epigeneetikaks (Waddington, 1947).

Eraldi rõhutamist väärib asjaolu, et veel pole teada, mis suguse mehhanismi kaudu on modifikatsiooniline ja genotüübiline muutlikkus omavahel seotud (s.o. kuidas isendi eluea jooksul omandatud tunnused muutuvad pärilikeks). Seepärast tuleb ökoloogilise geneetika peamiseks ülesandeks pidada terve taime adaptiivset potentsiaali ja üksiktunnuseid kontrollida geeni-blokkide väljaselgitamist võimaldavate meetodite loomist ja edasiarendamist (Яска , 1982).

Genotüübilist muutlikkust ja nihkeid selles on edukalt kirjeldatud ensüümide ja valgufraktsioonide elektroforeetilise analüüsi abil, kusjuures isoensüümid kirjeldavad nii genotüübilist varieeruvust kui üksikute geenide aktiivsust. Nii on andmeid, et allosüümide varieeruvus seostub kõrreliste

põuakindluse (Hamrick, Allard, 1972), hariliku kuuse kasvupaiga kõrgusega merepinnast ja päeva pikkusega (Bergmann, 1975) jms. Enamus nendest sõltuvustest vajab veel selgitamist.

#### Kirjandus

1. Bergmann, F. *Silvae Genetica*, 1975, 24: 175-177.
2. Ford, E.B. *Ecological Genetics*. Methuen, London, 1964.
3. Ford, E.B. *Ecological Genetics*. Chapman and Hall, London, 1971.
4. Ford, E.B. *Ecological Genetics*. Chapman and Hall, London, 1975.
5. Hamrick, J.L., Allard, R.W. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1972: 69.
6. Heslop-Harrison, J. *Bot. Res.*, 1964, 2:159-247.
7. Stern, K., Tigerstedt, P.M.A. *Ökologische Genetik*. G. Fischer Verlag, Stuttgart, 1974.
8. Waddington C.H. *The strategy of the genes*. London, 1957.
9. Хученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. Изд. "Штииница", Кишинев, 1980.
10. Яска В.Э. Изоферменты как молекулярно-генетические маркеры в изучении филогенеза и микроэволюции пшеницевых. Автореферат докт. дисс., Минск, 1982.



BAERI PARADIGMA, EHK KAS MORFOGENEESI  
REFLEKSIION PEAB JÄRGIMA MORFOGENEESI  
OMAAEGA?

M. Rimmel

Bioloogiat uuriva teadusloolase ainekäsitus erineb bio-  
loogina töötava rakendusteadlase või teoreetiku omast mitmeti,  
kaasa arvatud erinev lähenemine tunnetusprotsessi hetkevää-  
rustele, mida professionaalse teadusloolise refleksiooni pu-  
hul tuleb tõlgendada tunnetustegevuse üldkehtivate seaduspä-  
rasuste kontekstis (14). Juhul kui spontaanselt kujunevas  
teaduse eneserefleksioonis on tekkinud visalt püsivaid tõl-  
gendusvääratusi, annab korrektne teaduslooline refleksioon  
teoreetiliselt küllalt olulisi, mittetriviaalseid väljundeid.  
See selgub ka morfoloogia ning evolutsiooniteooria suhete ja  
Baeri morfogeneetilise paradigma arenguloo analüüsil.

Teatavasti on üks tunnetuse põhitendentse liikuda näh-  
tumuslikult olemusliku suunas. Selgesti ilmneb see ka aegla-  
selt arenenud morfoloogia ajaloos: XV-XIX sajandini prevalee-  
rib anatoomiline struktuurikirjeldus, morfogeneesi käsitleva-  
te uurimuste kasv (eksponentsiaalne) algab alles XIX sajandi  
teisel veerandil pärast Baeri töid (28).

Üheks põhjuseks, miks Baerist sai nüüdisembrüoloogia  
aluste rajaja, olid ta metodoloogiliselt järjekindlad nõudmi-  
sed kirjeldada morfogeneesi täpses vastavuses morfogeneesi  
omaajaga: alustada kirjeldust ontogeneesi algpunktist, jär-  
gida detailselt morfogeneetiliste protsesside ajalis-ruumi-  
list struktuuri, pidada teoreetiliselt lubamatuks erinevates  
morfogeneetilistes omaaegades olevate struktuuride (loote-  
ja täiskasvanutunnuste) võrdsustav võrdlemine parallelismi  
teoorias ja biogeneetilises reeglis (2, 19). On seaduspärane,  
et Baerist sai ka bioloogilise omaaja kontseptsiooni rajaja  
(6, 15, 27). Ta töödes esitatud probleemidead (1, 2, 19)  
pakkusid loogilisi võimalusi põhimõttelisteks muutusteks bio-  
loogilises maailmapildis, eriti organismide struktuuritekke  
mõtestamisel. Seetõttu osutus Baeri kirjeldav embrüoloogia

hästi kooskõlastatavaks kolmveerand sajandit hiljem kujuneva hakkava eksperimentaalse embrüoloogiaga (9).

Niisiis toimus XV-XX sajandil morfoloogia arengus üleminek nähtumuslikult struktuurikirjelduselt olemuslikule struktuuritekke kirjeldamisele ja põhjuslikule analüüsile põhiliselt pärast Baeri paradigma loomist ning selle kontseptuaalsele skeemile tuginedes. Kuid see põhimõtteline muutus bioloogilises aksiomatikas toimus samuti suhteliselt aeglaselt (mitme teadlaspõlvkonna vältel) ja erialaselt piiratud (kirjeldava, võrdleva, eksperimentaalse ja evolutsioonilise embrüoloogia piires), mis ei ammendanud isegi kogu ontogeneesiteooriat - geneetika (nüüdispreformism) arenes Baeri paradigmat sõltumatult (8). Ka ontogeneesi evolutsiooni teoorial tekkisid Baeri paradigmaga vastakad suhted, kuna Darwin lõi oma paradigma Baeri töid ja morfogeneesi omaaja kontseptsiooni arvestamata, algselt neid tundmatagi, kuna ta lähtus ajalooliselt vanemast materjalist. Paradigmat rajavais 1842-1844.a. töödes ja paradigma algsel publitseerimisel pole viidatud Baerile (3, 23), 1856-1858.a. käsikirjas esineb paar juhuviidet, mis ei muuda aga enam Darwini paradigma struktuuri ega orientatsiooni Baeri-eelsele morfoloogiale ja taksonoomiale (4).

Mõistmaks viimase tähendust ja teoreetiliste tagajärgede ulatust, tuleb silmas pidada Baeri paradigma morfo-taksonoomiliste uuenduste süsteemi loogilist haaret (11, 12, 13, 16, 17, 18, 21, 22, 28, 29):

1. Põhimõtteline nõue seada ontogeneesirefleksioon täielikku vastavusse morfogeneesi omaajaga (seda eiras nii Baeri-eelne embrüoloogia kui Baeri-järgne biogeneetiliselt reeglil põhinev rekapiitulatsiooniteooria).

2. Käsitada embrüogeneesi korraga kahe komplementaarse paradigma (epigeneesipetuse ja preformismi) kohaselt.

3. Esitada organismi põhistruktuur kahel põhimõtteliselt erineval täiendprintsiiibil: organsüsteemide topoloogia ja kranio-kaudaalse metameeria kaudu; ülejäänud struktuuriomadused on morfogeneetiliselt sekundaarsed.

4. Seada organismi struktuurielemendid vastavusse taksonoomia põhikategooriatega, mis nende struktuursete tunnuste baasil tuletatakse: invariantne topoloogia - hõimkonnatunnus-

tega, metameerse struktuuri dünaamika ehk progressi morfoloogilised kriteeriumid - klassi- (ja seltsi-) tunnustega, morfogeneetiliselt sekundaarsed struktuurivariandid - kesk- ja madaltaksonite tunnustega.

5. Esitada morfogeneesi struktuur tervikuna nii, et see seostab kõik need kontseptuaalsed skeemid ühtseks loogiliseks süsteemiks (Baeri paradigmaks). Baeri paradigma kvintessents on esitatud Baeri seadustes (1828, 1876), mille kohaselt organismi struktuur tekib embrüogeneesis epigeneetilis-preformeeritult ranges ajalisel järjestuses indutseeritavate morfotaksonoomiliste tunnuste süsteemidena (algul hõimkonna, siis klassi, seltsi, sugukonna, perekonna ja kõige lõpuks defineeritud organismi liigitunnustena käsitatavate struktuuride embrüonaalsete algete kompleks).

Niisiis selgub: kui Baeri seaduste mõte täielikult avada ja muude bioloogia levivaadetega võrrelda, osutub Baeri loodud morfo-taksonoomiline süsteem mitte üksnes kõige täiuslikumaks taksonoomiliseks üldistuseks (24), vaid ka üheks kõige laiemaks teoreetilise baasiga paradigmaks bioloogias üldse. Kuigi bioloogias on Baeri aegadega võrreldes kogunenud tohutult palju uut teavet morfogeneesi kohta, on rangelt tuletatud Baeri seadused sellega põhimõtteliselt kooskõlastatavad. Siisulisele on nad ainsaks eksperimentaalse materjaliga hästi seostatud üldistuseks, mis abstraktsel, kategooriaalsel tasandil seovad ühtseks loogiliseks tervikuks embrüoloogia, anatoomia ja taksonoomia paradigmaalse struktuuri, pakkudes sellega erilisi ja loogiliselt häid tingimusi eksperimendi võimalusi ületavate morfogeneesi protsesside (eriti morfogeneesi evolutsiooni) kontseptuaalseks analüüsiks (vrdl. 5, 8, 9, 17, 22, 28).

Paraku neid võimalusi ei kasutata, kuna Baeri paradigma staatus bioloogias on paradoksaalne. Ta määras oluliselt teoreetiliste üldistuste arengut kolmes distsiplinaatses sfääris: embrüoloogias, kõrgtaksonite süstemaatikas (eriti hõimkondade määramisel) ja ontogeneesi evolutsiooni (fülembryogeneesi) teoorias. Kuid just kahes viimasel on märgata tõsisel kontseptuaalseid takistusi, mis peatavad Baeri paradigma loogilised struktuuri edasiarendused. Näiteks: kuigi makrosüste-

maatikud töötavad Baeri paradigma põhjal, esitatakse bioloogias õpikutoena Linné paradigma seisukoht, nagu oleksid bioloogiliselt reaalsed üksnes liigid ja liigitunnused; fülemb-rüogeneesiteooria ei suuda juba aastakümneid väljuda kirjel-davast staadiumist ning saavutada sellist teoreetilist sün-teesi eksperimentaalse embrüoloogia ning geneetikaga, mis se-letaks ontogeneesi evolutsiooni põhjuslikke epigeneetilisi mehhanisme. Pikem teaduslooline analüüs näitab, et mõlemal juhul toimib pidurdava mehhanismina Darwini paradigma, mis loodi Baeri paradigmat eirates, ekspluateerib morfogeneesi omaajale vastupidist ajakontseptsiooni (põhjuslikkus toimib fikseerunud täiskasvanutunnustelt (evolutsioonilise) organis-mitekke suunas) ja omab erakordset teaduslikku prestiiži. Mor-fogeneesi omaajale vastupidisest ajakontseptsioonist tuleneb Darwini paradigma teleoloogilisus Baeri paradigma suhtes, mi-da märkasid juba möödunud sajandi embrüoloogid - Baer, Kölliker jt. (2, 7). Järgnes äge ning teaduslooliselt veel lõpuni lahti mõtestamata prestiiživõitlus, mis lõppes Baeri tümita-misega ning Baeri paradigma teadusliku prestiiži kunstliku allasurumisega (lugege Haeckelit ja Timirjazevit!). Baeri hin-damise ajalooline traditsioon katkes. On tüüpiline, et nüü-disteaduses esitatakse Baeri paradigma seisukohti sageli ano-nüümselt, nende autorlus on unustatud (9a).

Olulisemad ajaloolised kontseptsioonid, millest Darwin paradigmas loogiliselt tuletus Baeri paradigmale antagonist-lik bioloogilise põhjuslikkuse käsitus organismide struktuu-ri seletamisel, on järgmised:

1. Linné taksonoomiline süsteem. Baeri seaduste kohaselt (ja ka tegelikult) formeeruvad morfogeneesis enne kõrgtaksoni-te tunnuste embrüonaalsed alged ja alles neist lähtuvate põh-juslike protsesside süsteem viib morfogeneetilisel sekundaar-sete, defiiniitse organismi liigitunnustena määravate struktuu-ride tekkele. Põhjuslike protsesside suund ja morfogeneesi omaaeg kulgevad spetsiifilise embrüonaalse tähendusega kõrg-taksonite tunnustelt liigitunnuste suunas. Linné-Darwini para-digma loogiline väljaarendus annab risti vastupidise pildi: Linné paradigma kriitilisel arendamisel tuletatud liigitekke kontseptsioon esitab ainuvõimalikuna algoritmi, kus morfoge-



neesi põhjuslike mehhanismide seletamisel tuleb algpunkti seada liigitunnuste, täpsemini veel taksonoomiliste tunnustena fikseerumata individuaalsete variatsioonide teke (ja ökoloogilistest tingimustest sõltuv summeerumine).

Juhin teoreetilise bioloogia huviliste tähelepanu järjekordselt sellele: ülaltoodud, lõppkokkuvõttes väga lihtsa loogilise vastuolu (vt. 16, lk. 34) teoreetiline ületamine on võtmeprobleemiks, milleta ei õnnestu lahendada küsimust, kuidas ühendada ajalooliselt välja kujunenud mikro- ja makroevolutsiooni teooriate ratsionaalseid osi loogiliseks tervik süsteemiks. Teisisõnu - see, kes avastab, kuidas suhestada Linné ja Baeri paradigmasid, viib evolutsiooniteooria uuele kvalitatiivsele tasemele.

2. Teiseks Baeri ja Darwini paradigmade antagonismi ajalooliseks allikaks on kumbagi autori erinev väljatulekute mehhanistliku materjalismi antiteleoloogilisest, sihipärasust ja adaptiivset otstarbekust eitavast maailmapildist. Lõppkokkuvõttes viib seegi ülaltoodud loogilisele vastuolule morfogeneetilise omaaja ja põhjuslikkuse käsitamisel.

Baeri paradigma ajaloolised juured on selles plaanis lähedased dialektilise materialismi omadele: materialismi ühendamine saksa klassikalise filosoofia kontseptuaalse skeemiga süsteemide sihipärasest isearendugust (immanentne teleoloogia) (18).

Timirjazevist lähtunud Darwini ja Marxi kõrvutamise traditsioonile (31) vaatamata ei seostu Darwini paradigma ajaloolised juured dialektilise materialismi omadega, kuna Darwin kujundas oma maailmapildi täielikult kaasaegse inglise teaduse põhjal, ühendades Newtoni maailmapilti konkretiseeriva Lyelli uniformismi Paley väliste eesmärkide (adaptiivsuse) teleoloogiaga (20).

Seega on Baeri ja Darwini paradigmade konflikti Baeri teleoloogiaga seletav kirjandus oma otsustustes nuripidine: nii Baeri kui Darwini paradigmad on seotud klassikaliste, kuigi oluliselt erinevate teleoloogia vormidega (vrdl. 26), kusjuures otse Linné paradigmast tuletatud Darwini paradigma muutus morfogeneesi mõtestamise aspektist Baeri paradigma suhtes teleoloogiliseks. Ulatuslik kirjandus, kus käsitletud evolüt-



siooniteooria suhteid teleoloogiaga, näitab, et enne teleoloogilise problemaatika selgeksrääkimist teaduse nüüdismetodoloogias (26), käis teleoloogia eri vormide eristamine ning nende tunnetusliku tähenduse mõistmine bioloogidele enamasti üle jõu. Kuna teleoloogia seostub protsesside omaaja ning põhjuslikkuse struktuuri tõlgendusega, jäi Baeri ja Darwini paradigmatel suhe selles probleemiringis peaaegu sajandiks teaduslikult adekvaatse seletuseta. Nii tekkis üks evolutsiooniteooria olulisi piduriblokke, mille toime on kohati isegi teadusmeetriliselt määratav (kui pikaks ajaks seiskub teoreetiliselt oluliste ideede loogiline edasiarendus või faktograafiline kinnitamine, kui intensiivselt arendatakse samal ajal palliatiivse tähendusega loogilisi struktuure (vrdl. 16, 21).

Paley paradigma loogiliselt õnnestunud modifikatsioon Darwini paradigmas pakub suurepäraseid võimalusi morfogeneesi-käsitluse suhtes palliatiivseteks loogilisteks arutlusteks, kuna ta esitab definiitse morfoloogilise struktuuri üksteisest sõltumatuks abstraheeritud elemendid hoopis teises distsipliinaarses kontekstis - nimelt ökosüsteemi adaptiivsete elementidena (10). Väliste eesmärkide teleoloogia antiikaega ulatuva aksiomaatikaga (26) käsitleb ta vormi põhitunnusena adaptiivsust ökosüsteemile (ja mitte morfoloogilise süsteemi eneseomadustele, mis viiks probleemi loogiliselt morfogeneesi seaduspärasusteni). Nii lubab Paley paradigma kontseptuaalne lähteskeem varjatud mõttelist operatsiooni, mis asendab morfogeneesi analüüsi ökosüsteemi analüüsiga, kuid loob illusiooni, et seejuures seletatakse just morfoloogilist süsteemi. Tõenäoliselt poleks Paley paradigma tõhusa palliatiivse toimetega Darwini paradigmas Linné paradigma nii kaua ning edukalt suutnud vastu seista Baeri morfo-taksonoomilise (morfogeneetilise) paradigma teoreetiliselt tugevale survele, veelgi enam, võita Baeri paradigmat prestiiživõitluses.

Linné ja Paley paradigmatel loogilist ühtsust tugevdas asjaolu, et - Baeri paradigma seisukohalt hinnates - mõlemas neist käsitleti üksnes morfogeneetilisel sekundaarsete tunnuste definiitseid, morfoloogiliselt fikseerunud ja morfogeneetilise aktiivsuse minetanud seise. Selliste struktuuride tekke mõtestamine väljaspool morfogeneesi uurimise praktikat

(ja teooriat) viis loogilise paratamatusega morfogeneesi oma-  
ajas kindlalt struktureeritud protsesside ning nende põhjus-  
like seoste eiramiseni, antagonistlikesse suhetesse Baeri pa-  
radigma morfogeneesirefleksioonile orienteeritud loogikaga.

Ilmselt on tänapäeval teadusloo suurim võlg teoreetilise  
bioloogia ees selles, et ta pole lahti harutanud ajalooliselt  
sineva vanusega kontseptuaalsete skeemide päsmast (Paley,  
Linné, Darwini ja Baeri paradigmat suhteid), milles varjuvad  
tähtsusetusest ning olemuslikust morfoloogilise struktuuri  
jälgendamise traditsioonidest tulenevad fundamentaalsed loo-  
gilised konfliktid, mille esmane analüüs ei kuulu otse orgaa-  
nilist vormi uurivate spetsialistide kompetentsusesse. Morfo-  
geneesi uurivate spetsialistidele on loomulikult aabitsatõeks,  
et morfogeneesi põhjuslikud mehhanismid ei toimi vastassuunas  
morfogeneesi omaajaga (nii käsitati embrüogeneesi sajandite  
eest, Aristotelese ja Harwey teleoloogilises epigeneesitõpetu-  
ses). Kuid nüüdisaegsele teaduslikule maailmapildile hooli-  
kalt adapteeritud evolutsiooniteoreetilistest arutlustest, mis  
rikastatud rohkete väärtushinnangutega, sealhulgas idealismi-  
le ja materialismile apelleerimisega, ei loe ta enam selgesti  
välja vanadest vaadetest tulenevat lihtsat loogikat (paradig-  
ma elementaarset loogilist struktuuri), mis tugevasti tõkes-  
tab Baeri paradigmaga seostuvate morfogeneesikontseptsioonide  
evolutsioonilist edasiarendust.

Kuigi evolutsionismilembestele ei tarvitse meeldida aja-  
looline paralleel nii kaugest minevikust, on antud juhul bio-  
loogias tunnetusprotsess sajanditega genereerinud midagi sel-  
list, mille populaarseks näiteks teadusloos on Ptolemaiuse  
astronoomilise paradigma usin moderniseerimine ning äge, rep-  
ressiivne kaitsmine nähtuslikku kontseptuaalset skeemi vää-  
rava heliotsentrilise paradigma eest. Antud juhul täidab he-  
liotsentrilise paradigma funktsioone morfogeneesitõpetus, kü-  
simus on ta kohast organismide evolutsiooni teoorias: kas do-  
minantsest, muid kontseptsioone subordineerivast positsioo-  
nist (mida tal praegu pole), võdi senise küllalt tähtsusetu  
staatuse säilitamisest. (Võib vastu väielda, et morfogeneesi-  
tõpetuse osa evolutsiooniteoorias pole tähtsusetu, kuna nüü-

disevolutsionism baseerub geneetikale. Pidasime silmas muud: seda, et praegune morfogeneesiprobleemide evolutsiooniteooriasse lülitamise viis ei suuda muuta morfogeneesivõraste Linné ja Paley paradigmat dominantset positsiooni evolutsiooniteooria struktuuris.)

Selle informatsiooniliselt keeruka ning sassis mõttetraditsioonidega probleemistiku kõige efektsema teadusloolise (ja ka teoreetilise) lahenduseni viib Baeri ja Darwini paradigmat detailne ning süstemaatiline metodoloogiline võrdlus. Kroonilistest tõlgendushäiretest hoolimata on bioloogias kogunenud rohkesti teoreetilist materjali Baeri paradigma kasuks. On soodsaid kogemusi selle teoreetilise aktualiseerimisega, samuti probleemide teaduslikku lahendamist pärssivate tegurite identifitseerimisel, mille olemust tuleb senisest selgemini teaduslooliselt eksplitseerida. Jutt on teoreetilisest nihetest Baeri paradigma nüüdisretseptisoonis, mida osalt genereerinud ülaltoodud andmestik Baeri ja Darwini paradigmat tegelikest ajaloolistest suhetest. Näide:

Juba esmane Baeri ja Darwini paradigmat teaduse metodoloogia nõudeid arvestav analüüs näitas, et seejuures kerkivate probleemide professionaalselt kompetentne analüüs nõuab paljude erialade esindajate teoreetiliselt koordineeritud uurimistegevust (11). Seetõttu rajati autori initsiatiivil aastail 1972-1976 tegutsenud Baeri komisjon, mille teoreetilise programmi (nn. kolmanda) alakomisjoni tööd ta ka sisuliselt suunas. 1972.a. õnnestus mul kohtuda ka NSV Liitu külastanud Ernst Mayriga. Publikatsioonide põhjal oli teada, et ta täielikult eirab Baeri paradigma keskset teoreetilist problemaatikat, seda kinnitas kuulus mees ka suusõnaliselt. Kuid mõne aja pärast muutis E. Mayr oma Baeri-orientatsiooni. USA-s ilmusid E. Mayriga isiklikult suhtlevatelt teadlastelt (kes tänasid teda initsiatiivi, konsultatsioonide või kaasabi eest) monograafiad, kus küllalt kesksele kohale tõusid Baeri ja darvinismi suhted, algul veel hekkelikus teleoloogialahenduses (5a), seejärel aga Baeri paradigma teoreetilist prestiiži oluliselt tõstvas probleemiseades, mis tõeliselt soodustab sünteetilise evolutsiooniteooria ja fülembriogeneesiteooria kontseptuaalset sünteesi (5). Toimunu näitab teoreetiliselt

avatud mõtlemistüübiga teadlase reaktsiooni Baeri paradigma kontseptuaalsele dünaamidile. Samaaegselt käivitus ka ajalooliselt väga vana mehhanism, mis kaitseb Linné ja Paley paradigmasid Baeri paradigma eest, lähtub Haeckelist, kuid leidis ajakohastuse Timirjazevi töödes (31, 32). Selle käigushoidmist ja kaalutletud publitseerimistaktikat korraldas suures osas K. Zavadski, kes juba varem oma teadusloolises praktikas (Linné paradigma ajaloo käsitlemisel, Baeri paradigma ja nõukogude 20-ndate aastate teoreetilise bioloogia kriitikas, Lepešinskaja tööde tähtsuse selgitamisel) oli rakendanud Timirjazevi seisukohtade kanoniseerimist. Kõik need 70-ndail aastail intensiivistunud protsessid Baeri ja Darwini paradigmade suhete määramisel andsid piisavalt teadusloolist materjali selleks, et selgitada Baeri paradigma tõlgendushäirete põhimehhanismid, põhjendada nende vältimise vajadus ning võimalused ning kõrvaldada kontseptuaalsed tõkked, mis takistavad Baeri paradigma evolutsioonilist väljaarendamist. Nende materjalide täielik publitseerimine (vrdl. 11-13, 16-18. 21-22, 28) peaks andma piisavalt teadusloolist andmestikku otsustamiseks, kas Baeri ja Darwini paradigmade vastakad suhted morfogeneesi oma-aja käsitusega tuleb lahendada prestiižitu Baeri või prestiižika Darwini kasuks. Fundamentaalsete kontseptuaalsete skeemide arengulugu, struktuurseid omadusi ning funktsioneerimist teades (30) võib üsna veendunult ennustada, et erinevalt XIX sajandist suudab Baeri paradigma nüüdisajal väärata Linné ja Paley paradigmade müsteeriumi.

Kõike seda arvestades tuleks perspektiivitundega mõelda sellele, et rahvusvahelist teadusüldsust on informeeritud rahvusvaheliselt arvestatava bäreloogiakeskuse rajamisest Eestis (31). Paraku, seda risti tuleb meil eetilis-teoreetiliselt kanda, igatahes mitte suurendada nende lapsuste hulka, mida praegu juba tuleb teaduslooliselt korrigeerima hakata.

#### KIRJANDUS

1. Baer, K. Welche Auffassung der lebenden Natur ist die richtige? etc. SPb., 1860.
2. Baer, K. Reden, etc. II. SPb., 1876.



3. Darwin, Ch. On the origin of species by means of natural selection. A facsimile 1st ed. Cambridge, 1964.
4. (Darwin, Ch.) Charles Darwin's Natural Selection being the second part of his big species book written from 1856 to 1858. Ed. by R.C. Stauffer. London, 1975.
5. Gould, S. Ontogeny and phylogeny. Cambridge, London. 1977.
- 5a. Hull, D. Darwin and his critics. The reception of Darwin's theory of evolution by the scientific community. Cambridge, 1973.
6. Frank, H. Vorwort der Schriftleitung. - "Grundlagen aus Kybernetik und Geisteswissenschaft". Beiheft zu Bd. 3. 1962.
7. K  lliker, A. Ueber die Darwin'sche Sch  pfungstheorie. - "Zeitschrift f. wiss. Zool.", 1864, 14.
8. Lovtrup, S. Epigenetics. A treatise on theoretical biology. London, New York, Sydney, Toronto, 1974.
9. Oppenheimer, J. K. E. von Baer's beginning insights into causal-analytical relationships during development. - "Develop. Biol.", 1963, 7.
- 9a. Origine dei grandi phyla dei Metazoi. Convegno internazionale. Roma, 1981.
10. Faley, W. Theologie der Natur. Mannheim, 1823.
11. Remmel, M. K. E. v. Baeri vaadetest loomariigi s  steemi ja arengu kohta. TR  . Geneetika ja darvinismi kateeder. Diplomit   . Tartu, 1969.
12. Remmel, M. Baeri paradigma. (Tr  kis).
13. Remmel, M. Darwini paradigma struktuurist ja suhetest s  steemanal  usiga. (Tr  kis).
14. Teaduse metodoloogia. Tallinn, 1979.
15. Uexk  ll, J. Theoretische Biologie. Berlin, 1928.
16. Valt, M. K. E. v. Baer. ja darvinism. Tallinn, 1977.
17. Valt, M. M  ningaid probleeme seoses K. E. v. Baeri t  odes esitatud t   pideteooria morfo-taksonoomilise s  steemi evolutsionistliku t  lgendamisega. - "Folia Baeriana", I. Tallinn, 1975.
18. Valt, M., Valt, L. K. E. v. Baeri filosoofiliste vaadete hindamise alustest. - "Folia Baeriana" I. Tallinn, 1975.



19. Бэр К.М. История развития животных. Т. I. Л., 1950.
20. Вальт М.Х. Имманентная телеология и телеология всеобщей взаимной полезности в трудах Ч. Дарвина и К.Э.ф. Бэра. - "Уч. зап. ТГУ, 321. Труды по философии, УХИИ." Тарту, 1974.
21. Вальт М.Х. О роли моделей возникновения организма в истории трансформизма. - В кн.: Метод моделирования и некоторые философские проблемы истории и методологии естествознания. Таллин, 1975.
22. Вальт М.Х. Бэр и дарвинизм. Автореф. дисс. к.б.н. Москва, 1974.
23. Дарвин Ч. Сочинения, т. 3. М.-Л., 1939.
24. Лебедин С. Единая морфологическая система. Эволюционное развитие учения о типах. - "Изв. НИИм. П.Ф. Лесгафта", XX, I, 1936.
25. Лукина Т.А. Предисловие. - В кн.: Из эпистолярного наследия К.М. Бэра в архивах Европы. Л., 1978.
26. Макаров М.Г. Категория "цель" в домарксистской философии. Л., 1974.
27. Маурин А. Карл Бэр и представления о биологическом времени. - "Наука и техника", 1977, 2.
28. Реммель М.Х. Модели глубинной информационной структуры науки. Парадигмы Бэра и Дарвина. В печати.
29. Реммель-Вальт М.Х. Проблема "К. Бэр и дарвинизм". - Докл. МОИП. Общая биология. М., 1980.
30. Степин В.С. К проблеме структуры и генезиса научной теории. - В кн.: Философия. Методология. Наука. М., 1972.
31. Тимирязев К.А. Ч. Дарвин и К. Маркс. - В кн.: Тимирязев К.А. Наука и демократия. М., 1963.
32. Тимирязев К.А. Отповедь антидарвинистам. - В кн.: Тимирязев К.А. Чарлз Дарвин и его учение. Избранные сочинения, т. 4.

## ORGANISMIDE PIIRISTAMISE MORFOLOOGILISTEST KRITEERIUMIDEST

Toomas Tiivel

Elektronmikroskoopia, mis on võimaldanud teada saada palju uut hulkraksete organismide ja nende rakkude peenehitusest, on andnud meile ettekujutuse ka eluslooduse kõige väiksemate esindajate - bakterite, tsüanobakterite (sinivetikate), ainuraksete jt. nn. "mikroskoopiliste elusolendite" ehitusest, millel tihtipeale üksainus vabalt elav rakk moodustabki kogu organismi.

Organismideks peetakse (ENE järgi) elusa looduse terviklikke, iseseisvaks olemasoluks ja talitluseks võimelisi süsteeme, mille osad (v.a. vegetatiivse paljunemise elundid) ei saa iseseisvalt eksisteerida. Organismid koosnevad rakkudest ning neil on kindel kehakuju ja suurus, mis liigi piires kõigub suhteliselt vähe. Rakuteooria loomise ja kogu eluslooduse rakulise ehituse universaalsuse mõistmisele järgnenud perioodi uurimistulemused näitasid, et organismide eripära ei põhine ega sõltu enamasti neid moodustavate rakkude eripärast ning et sarnaseid ülesandeid täitvad rakud erinevates organismides on enamasti samasuguse peenehitusega.

Elusolendeid iseloomustavad spetsiifilised piirstruktuurid, on need siis spetsiaalsed koed spetsiifiliste rakkude ja rakueritistega nende pinnal hulkraksetel organismidel või rakuseinad ja -membraanid ning rakuvälised jätked üherakulistel. Teades organismi süstemaatilist kuuluvust võib teda piiristada nende piirstruktuuride alusel teistest omataolistest ja ka muust ümbruskonnast.

Raskused organismide piiristamisel tekivad eelkõige tihe- ja ruumilises kontaktis elavate erinevate organismide puhul (heterotüüpsed assotsiatsioonid), mis enamasti on omavahel kas parasiitsetes või sümbiontsetes suhetes. Peale hulkraksete organismide vaheliste kas ekto- ja endoparasiitsete või ekto- ja endosümbiontsete suhete on eluslooduses üsna laia levikuga ka endotsütobioos ehk rakusisene elu. Päljud rakud sisaldavad

endas rohkem või vähem autonoomseid osi alates juhuslikult raku sattunud teistest võõrkehadest (rakkudest) kuni püsivate rakusiseste "rakkudeni". Viimaste hulka kuulusid nii eukarüootsetele rakkudele tüüpilised mitokondrid ja kloroplastid kui ka sümbiontsed ja parasiitsed endotsütoobiondid ainu- ja hulk-raksetel organismidel. Endotsütobioosi puhul on suurema, tavaliselt hulkrakse organismi diferentseerunud rakud biotoobiks endotsütoobiontidele, kelleks võivad olla mitmesugused bakterid, seened, tsüanobakterid, vetikad, rikketsiid, mükoplasmad või ainuraksed. Sõltuvalt vastastikusest kohastumisest on nende organismide eraldamine tihtipeale raskendatud - näiteks paljude lüljalgsete rakkude ja neis elavate bakteroidide endotsütobioosi puhul, kus vastastikune kohastumine on tähtis selline, et üks organism ilma teiseta normaalselt elada ei saa, on kaotatud funktsionaalne autonoomsus ja tegemist on nn. "osaorganismidega".

Uurimised rakkude peenstruktuuri tasemel on tekitanud vajaduse piiristada taolistes tihedates assotsiatsioonides elavaid eri organisme (rakke) teineteisest ja ka neid ümbritsevast keskkonnast, nüüd siis juba mikromorfoloogiliste tunnuste alusel.

Taoliseks organismide piiristamiseks peab olema täidetud kaks tingimust - organism (rakk) peab olema piirstruktuuridega eraldatud oma väliskeskkonnast, milleks võib olla ka teine organism ning see eraldatud ala peab sisaldama elussüsteemi, mille osad eraldi võetuna ei oleks võimalised autonoomseks eluks. Üheks elu määratluseks on pakutud järgmist<sup>1</sup>: "Elu on isereguleerivalt organiseeritud autoreprodutseeriva metabolismi süsteem, mille alusmehhanismideks on kodeerivate ja katalüüsivate makromolekulide interaktsioonid."

---

<sup>1</sup> Mart Viikmaa poolt pakutud elu definitsioon diskussioonil "Mis on elu?" IX Eesti teoreetilise bioloogia kevadkoolis 8. mail 1983 Haeskas.

Morfoloogilistest tunnustest, mis on iseloomulikud suurele osale taolistest "sissetungijatest" ja eristavad neid tüüpilistest rakuorganoididest tuleks nimetada kõigepealt tsütobiondi ja peremeesraku vahelisi piirstruktuure. Rakusiseseid tsütobionte ümbritseb alati peale oma rakukestade veel ka peremeesraku poolne, enamasti viimase endoplasmaatilise retiikulumi taolise ehitusega kest, mis isoleerib mikroorganismi peremeesraku tsütoplastmast. See kest takistab endotsütobioosi puhul mikroorganismi lüüsimist peremeesraku poolt, kuid ei pruugi takistada endotsütobiontide normaalset elutegevust ja paljunemist. Peremeesraku poolse ning endotsütobiondi membraanide vahele jääb suurema või väiksema mahuga vakuool, mis moodustab mikroorganismi ümber tsütoplastmavälise ala peremeesrakus ja mida nimetatakse kas bakteriofoorseks, parasitofoorseks, sümbiontofoorseks või üldisemalt tsütobiontofoorseks vakuooliks. Taolise tsütobiontofoorse vakuooli moodustumine on ilmselt eukarüootse raku mittespetsiifilise "membraanreaktsiooni" tulemus sinna asunud võõrkehale, mis viib tsütobiondi ümbritsemisele peremeesraku poolse kestaga ja milles osalevad nii mikroorganismi kui ka peremeesraku poolsed piirstruktuurid. Tsütobiontofoorne vakuool taolistes rakuassotsiatsioonides on endotsütobiontidele väliskeskkonnaks, peremeesrakule aga sisekeskkonnaks. Vakuoolide, millede suurused erinevate rakkude tsütobioosi puhul on erinevad, funktsionaalsele aktiivsusele viitab nii nende dünaamika samades organismides kui ka vakuoolides sisalduvad mitmed membraanstruktuurid ja substraadid - rakkudevahelise metaboolse ja mõningatel juhtudel ka geneetilise interaktsiooni kandjad.

Morfoloogilise tunnusena organismide piiristamisel tuleb peale tsütobiontofoorse vakuooli ja seda ümbritseva peremeesraku poolse membraankesta kõne alla kindlasti ka ainurakse endotsütobiondi puhul tuuma, bakterite, rikketsiate ja lüljalgetel esinevate sümbiontide puhul aga nukleoidina organiseerunud pärilikkusaine olemasolu, mis on tsütokeemiliselt enamasti tuvastatav.

Rakuorganoidide puhul räägitakse tihti nende sümbiogeneetilise päritolust, mille kohaselt nad on kunagi vabalt elanud prokarüootide järeltulijad, mis on kohastunud eluks teistes rakkudes. Sel juhul võiksid mitmed endotsüto-biondid olla "praegu kujunevad organoidid" ja küsimus oleks vaid taoliste suhete kinnistumise ajas. Kuigi ka mõnedel organoididel (mitokondrid ja kloroplastid) on oma DNA, mis erineb tuumas olevast DNA-st, ei ole siiani leitud nende organoidide ja "iseseisvat elu" elavate mikroorganismide vahelisi evolutsioonilisi vahet vorme, mis tõestaksid taolise protsessi toimumise.

Ekarüootse raku poolne "membraanreaktsioon", mis viib tsütobiontofoorse vakuooli ja peremeesraku poolse kesta kujunemisele ümber endotsüto-biondi, diferentseerib üsna selgelt endotsüto-bionte ekarüootse raku organoididest sõltumata tsütobiontide ja peremeesraku vastastikuste suhete iseloomust. Arvestades aga tsütobiontide ja peremeesrakkude kombinatsioonide suurt mitmekesisust ning ka seda, et mõlemal partneril võib olla üsnagi keerukas elutsüklil, ei ole organismide piiristamine igal konkreetsel juhul (ainult ühe arengustaadiumi põhjal) ainult morfoloogiliste tunnuste alusel võimalik. Valdaval enamikul juhtudest peaks aga piisama pakutud kolmest kriteeriumist - nimelt tsütobiontofoorse vakuooli ja peremeesraku poolse membraankesta olemasolust ümber autonoomset DNA-d sisaldava struktuuri (endotsüto-biondi).



## SARNASUSTEORIA RAKENDUSTEST BIOLOOGIAS

Maret Liidja

Sarnasusanalüüsiks nimetatakse mitmesuguste matemaatiliste statistiliste võtete kasutamist erinevate süsteemide võrdlemiseks. Näitena võib tuua teooria ja katse vastavuse iseloomustamise korrelatsioonikoefitsiendi abil.

Vaatamata sellele, et dimensioonanalüüs ja sarnasuskriteeriumid on füüsikas tuntud ammustest aegadest saati, on nende ideede mõju teoreetilisele bioloogiale olnud seni küllalt piiratud.

### 1. Ajaloost

Geomeetrilise sarnasuse reeglid sõnastati 300 a. e.m.a. Archimedes näitas, et sarnaste kehade pindalad suurenevad lineaarsete mõõtude ruuduna, ruumalad aga kuubina. Galilei raskendas neid reegleid loomorganismide pindala ja ruumala uurimisel. Esimesena väitis ta, et maismaaloomade maksimaalse suuruse määrab lõppkokkuvõttes nende ehitusmaterjalide tugevus. Borelli (17 saj.) leidis, et lihase jõud sõltub selle ristlõike pindalast, suurim energia aga ruumalast. Ta jõudis järeldusele, et organismi liikumiskiirus on selle suurusest sõltumatu. Newtoni "mehhaanilise sarnasuse" reeglid moodustavad bioloogilise sarnasusteooria osa. Maxwell kasutas esimesena dimensioonanalüüsi sümbboleid. Spencer uuris kasvu piiravaid tegureid: kõik absorptsiooniprotsessid toimuvad pindadel. Kuna kasvuga kaasneb pindala/ruumala suhte vähenemine, on lõpmatu kasv võimatu. Hoesslin (1988) uuris loomade soojussarnasust. Püsisoojase organismi soojustootlikkus on võrdeline tema keha ruumalaga, soojuskaod aga pindalaga. Mõlema väärtuse suhe määrab püsisoojase olendi kehamõõtmete alampiiri. D'Arcy Thompson ("On Growth and Form", 1917) kasutas bioloogiliste nähtuste kirjeldamisel dimensioonanalüüsi.

1927.a. ilmus R. Lambert ja G. Teissier "Theorie de la similitude biologique", mille autorid rakendasid klassikalise dimensioonanalüüsi meetodeid üldise mehhaanilise sarnasusteooria reeglitele:

$\lambda = L_1/L_2$ , prototüübi (1) ja mudeli (2) pikkuste suhe,  
 $\tau = T_1/T_2$ , " " aegade suhe,  
 $\mu = M_1/M_2$ , " " masside suhe,  
 $\psi = F_1/F_2$ , " " jõudude suhe.

Eeldades 1) prototüübi ja mudeli tiheduste konstantsust ja  
 2) ajasuhete  $\tau$  ekvivalentsust pikkussuhetega  $\lambda$ , kirjutasiid  
 autorid välja järgmised võrdused:

$$L_1/L_2 = \lambda; \quad M_1/M_2 = \mu = \lambda^3; \quad T_1/T_2 = \tau = \lambda; \quad K_1/K_2 = 1,0.$$

See tähendab, et homoloogilistes organismides on homoloogilis-  
 te transformatsioonide efektiivsus ( $K_1$ ) ühesugune. Massi (M),  
 pikkuse (L) ja aja (T) kaudu väljendatud suvalise võrrandi di-  
 mensioonanalüüsiga on võimalik kõiki parameetreid teisendada  
 pikkussuhte  $\lambda$  astmefunktsiooniks:

Näide: Pindala  $= L^2 = \lambda^2$ ; kiirus  $= LT^{-1}$ ; kiirendus  $= LT^{-2} = \lambda^{-1}$ ;  
 jõud  $= MLT^{-2} = \lambda^2$ ; energia  $= ML^2T^{-2} = \lambda^3$  jne.

Autorid rõhutasid sarnasusteooria puhtformaalset iseloomu.  
 Muutujatevahelised suhted on biomeetrilised.

## 2. Dimensioonanalüüs

Dimensioonanalüüs kehtestab mitmesuguste muutujate dimen-  
 sioonitud teisendused ja "invariantseid arvud" mitmemuutuja  
 süsteemi füüsikaliste suhete kirjeldamiseks.

Maxwell eristas looduslikke protsesse kirjeldavates võr-  
 randites põhiühikud (pikkus L, aeg T ja mass M) ning neist  
 matemaatiliselt tuletatavad ühikud, näiteks kiirus, kiirendus,  
 rõhk jne. Iga väärtust võib põhiühikutest väljendada. Näiteks  
 jõud  $[F] = MLT^{-2}$ .

Dimensioonvõrrandis  $Q = M^{\alpha} L^{\beta} T^{\gamma}$ , nimetatakse astenda-  
 jaid  $\alpha, \beta$  ja  $\gamma$  Q dimensioonideks. Sellist võrrandit, mis ei  
 sõltu mõõtmise põhiühikutest, näiteks sellest, kas pikkust mõõ-  
 deti meetrites, miilides või jalgades, nimetatakse dimensio-  
 naalselt homogeenseks võrrandiks. Füüsikalist sisu omava võr-  
 randi dimensionaalse homogeensuse tähtsust rõhutas Fourier ju-  
 ba 1823.a., kuid teaduslikus kirjanduses on sellest üllatavalt  
 vähe juttu.

Viimastel aastatel on sarnasus- ja dimensioonanalüüsile  
 antud korralik matemaatiline aluspõhi ning neid kasutatakse

kõigi inseneriprobleemide lahendamisel, teoreetilises hüdrodünaamikas, insenerikeemias, magnethüdrodünaamikas, meteoroloogias ja paljude teiste küsimuste lahendamisel.

Kuigi on võimalikud ka palju keerulisemad geomeetrilised teisendused, tegeleb tavaline sarnasusanalüüs ainult põhitelgedele lihtsa lineaarse pikendamise või lühendamisega. Kaks kolmnurka on sarnased, kui nende külgede suhted on konstantsed. Valitseb skalaarne suhe

$$L_1 = k \cdot L_2,$$

kus  $L_1$  on uus küljepikkus,

$L_2$  on vana küljepikkus ja

$k$  on numbriline kordaja, kahe kolmnurga sarnasuskriteerium ja elementaarne mittedimensionaalne suhtarv.

1914.a. pärinev Buckinghami teoreem ütleb, et iga võrrand, mis koosneb ainult dimensionaalsetest suurustest ja konstantidest, on ümberkirjutatav ainult dimensioonitute arvude abil.

### 3. Sarnasuskriteeriumid ehk dimensioonitute arvud

Termin "dimensioonitu arv" on arvatavasti ebaõnnestunud, kuna hoolikalt uurimisel selgub, et ükski arv ei ole dimensioonitu. Alternatiivne termin on "sarnasuskriteerium", mida kasutab ka Nõukogude koolkond. Põhimõtteliselt võib sarnasuskriteeriumiks nimetada kõigi füüsikaliste näitade vahelist dimensioonitute suhet, näiteks (kiirus<sup>3</sup>·aeg)/pikkus. Dimensioonitute näitavud on arvutatavad süsteemi vahetult iseloomustavate suuruste kaudu.

Lennunduses ja laevaehituses on oluline Reynolds'i arv:

$$Re = \frac{vL}{\eta},$$

kus  $v$  = voolukiirus ( $L/T$ ),

$L$  = keha läbimõõt ( $L$ ),

$\eta$  = keskkonna tihedus ( $M/L^3$ ),

$\eta$  = keskkonna viskoossus ( $M/LT$ ) ehk sisehõõrde tegur.

Kui  $Re$  on suurem kui 1000, tekivad keskkonnas kehast mööda-voolamisel keerised.

Sobivate sarnasuskriteeriumite valik nõuab suurt kogemust. Ainult sel teel on võimalik saavutada mudeli ja prototüübi maksimaalne sarnasus. Igal juhul on alust oletada, et sarnasuskriteeriumid on vajalikud ka bioloogias.

#### 4. Sarnasusteooria bioloogias

Bioloogilise sarnasuse kontseptsioon ei ole uus. 1932.a. kirjutas D'Arcy Thompson: "Suures osas morfoloogias on meie põhiülesandeks pigem sugulasvormide võrdlus, kui iga struktuuri põhjalik määratlemine." Bioloogilise sarnasuse varasemad kirjalikud käsitlused lähtuvad eeldusest, et kõiki bioloogilisi süsteeme iseloomustavaid muutujaid ühendab ainult üks sarnasuskriteerium. Kaasaegne dimensioonanalüüs nõuab füsioloogilisi süsteeme kujutavate funktsionaalsete võrrandite kombineerimist mitme erineva sarnasuskriteeriumiga.

Olenevalt sellest, millisel tasemel organismi uuritakse (rakk, kude, organ jne.), tuleb rakendada üht või mitut sarnasuskriteeriumit. Ligikaudsel hinnangul jagunevad eri tüüpi kriteeriumid Gaussi kõvera järgi, kusjuures esinemissageduselt keskmisel kohal on bioloogilised sarnasuskriteeriumid. Ettekande piiratud mahu tõttu saab erinevaid kriteeriume iseloomustada õige lühidalt.

Makrostruktuuride tasemel (pea, kere, jäsemete liigutused, vöötlihaste ja liigestega seotud protsessid jms.) sobivad mehhaanilised ehk dünaamilised sarnasuskriteeriumid, kus  $\tau = \lambda^{1/2}$ .

Ringe-, hingamis- ja erituselundkondade ning mitmesuguste organite (süda, neerud, kopsud jne.) talitluste kirjeldamisel on otstarbekad bioloogilised ehk kineetilised sarnasuskriteeriumid, kus  $\tau = \lambda$ .

Mikrostruktuuride (rakud, koed) võrdlemisel kehtib aga hüdrodünaamiline ehk nn. transpordisarnasus, kus  $\tau = \lambda^2$ .

#### 5. Allomeetrilised võrrandid

Suure hulga morfoloogiliste ja füsioloogiliste (ka biokeemiliste ja fülogeneetiliste) andmete võrdlemisel on raketatav Huxley allomeetriline võrrand, mille üldkuju on:

$$y = a \cdot W^b,$$

kus  $y$  = suvaline MLT-süsteemis väljendatav funktsioon,

$a$  = empiiriline kordaja,

$W$  = kehakaal,

$b$  = astendaja ("taandatud eksponent").

Kui  $y$  asemel on  $Q_1$  ja  $W$  asemel on  $Q_2$ , ütleb võrrand, et

teatav karakteristik  $Q_1$  on väljendatav teise karakteristik  $Q_2$  funktsioonina. Näiteks morfogeneetilistes uuringutes võib antud võrrand tähendada, et uuritava organismi ja selle ühe organi suhtelised kasvukiirused on konstantsed.

$Q_1$  ja  $Q_2$  vahelise numbrilise suhte võib leida Newtoni taandamisteguri  $Z$  abil. Kui  $[Q_1] = M_1^{\alpha} L_1^{\beta} T_1^{\gamma}$  ja  $[Q_2] = M_2^{\alpha} L_2^{\beta} T_2^{\gamma}$ , siis  $Z = Q_1/Q_2 = \mu^{\alpha} \cdot \lambda^{\beta} \cdot \tau^{\gamma}$ .

Mehhaanilise sarnasuse puhul, kui  $\mu = \lambda^3$  ja  $\tau = \lambda^{1/2}$  on  $Z = \lambda^{3\alpha} \cdot \lambda^{\beta} \cdot \lambda^{\gamma/2}$  ehk  $Z = \lambda^{3\alpha + \beta + \gamma/2}$

Tavaliselt võrreldakse pikkuste suhte  $\lambda$  asemel vastavat masside suhet  $\mu = M_1/M_2$  või kaalude suhet  $\omega = W_1/W_2$ , kusjuures  $W = M \cdot g$  ( $g$  - raskuskiirendus).

$$Z = \mu^{4/3(3\alpha + \beta + \gamma/2)}$$

$$Z = \omega^{2/3(3\alpha + \beta + \gamma/2)}$$

Bioloogilise sarnasuse puhul:

$$Z = \omega^{2/3 + \gamma/3}$$

Hüdrodünaamilise sarnasuse puhul:

$$Z = \omega^{2/3 + \beta/3 + 2\gamma/3}$$

Näide Huxley võrrandi "taandatud ekponendi"  $b$  väärtuse leidmiseks: mehhaanilise sarnasuse puhul

kiirus  $[v] = M^0 L^1 T^{-1}$   $b = \alpha + \beta/3 + \gamma/6 = 0 + 1/3 + 1/6 = 0,16$ ;

jõud  $[F] = M^1 L^1 T^{-2}$   $b = \alpha + \beta/3 + \gamma/6 = 1 + 1/3 - 2/6 = 1,00$ ;

hüdrodünaamilise sarnasuse puhul:

kiirus  $[v] = M^0 L^1 T^{-1}$   $b = \alpha + \beta/3 + 2\gamma/3 = 0 + 1/3 - 2/3 = -0,33$ ;

jõud  $[F] = M^1 L^1 T^{-2}$   $b = \alpha + \beta/3 + 2\gamma/3 = 1 + 1/3 - 4/3 = 0,00$ ;

Allomeetriliste võrrandipaaride algebralised suhted kirjeldavad kvantitatiivselt organite kaalu ( $w_1$ ), mitmesuguste funktsioonide ( $f_1$ ) ja kehakaalu ( $W$ ) vahelisi suhteid. Neid on nelja liiki.

1. Kehakaalu ( $W$ ) funktsioonidena väljendatud kahe organi kaalud ( $w_1$  ja  $w_2$ ), kus  $b_3 = b_1/b_2$  ja  $a_3 = (a_1/a_2)^{b_3}$ .  
 Kui  $w_1 = a_1 \cdot W^{b_1}$  ja  $w_2 = a_2 \cdot W^{b_2}$ , siis  $w_1 = a_3 \cdot w_2^{b_3}$ .



2. Kahe erineva funktsiooni ( $f_1$  ja  $f_2$ ) ja kehakaalu ( $W$ ) vahelised suhted.

Kui  $f_1 = a_1 \cdot W^{b_1}$  ja  $f_2 = a_2 \cdot W^{b_2}$ , siis  $f_1 = a_3 \cdot f_2^{b_3}$ .

3. Organi kaalu ( $w_1$ ) ja ühe tema funktsiooni ( $f_1$ ) suhe kogu keha kaaluga ( $W$ ).

Kui  $f_1 = a_1 \cdot W^{b_1}$  ja  $w_1 = a_2 \cdot W^{b_2}$ , siis  $f_1 = a_3 \cdot w_1^{b_3}$ .

4. Sama füsioloogiline funktsioon ( $f_1$ ) esitatud nii vastava organi kaalu ( $w_1$ ) kui ka kogu keha kaalu ( $W$ ) funktsioonina.

Kui  $f_1 = a_1 \cdot W^{b_1}$  ja  $f_2 = a_2 \cdot W^{b_2}$ , siis  $w_1 = a_3 \cdot W^{b_3}$ .

Näitena arvutan aju hapnikutarviduse ( $V_{O_2}$ ) aju kaalu ( $w$ ) ja kogu kehakaalu ( $W$ ) suhtes, s.t. ajukaalu ja kehakaalu allomeetrilise suhtena. Hapnikutarvidus ( $\text{ml } O_2 \cdot \text{h}^{-1}$ ) imetaja ajus võib esiteks olla avaldatud kehakaalu ( $\text{kg}$ ) funktsioonina:

$$V_{O_2} = 35,48 W^{0,60}.$$

Teine allomeetriline suhe valitseb sama hapnikutarviduse ja ajukaalu vahel:

$$V_{O_2} = 1778 w^{0,85}.$$

Kuna  $w = a_3 \cdot W^{b_3}$ , siis  $w = \left( \frac{35,48}{1778} \right) \cdot (W)^{\frac{0,65}{0,85}}$

ja lõpuks  $w = 0,0016 W^{0,706}$ .

## 6. Kokkuvõtte

Bioloogiliste süsteemide kvantitatiivseks võrdlemiseks on vajalikud dimensioonitud ja invariantseid sarnasuskriteeriumid, mis leitakse allomeetriliste võrrandite kaudu. Huxley allomeetriline võrrand  $y = a \cdot W^b$  ja selle logaritmiline lineaarne ekvivalent on matemaatiliselt kõige lihtsam viis väljendada morfoloogia ja füsioloogia seoseid kehamassiga. Dimensioonanalüüsi (MLT-süsteem) ja bioloogilise sarnasusteooria abil on olnud võimalik teoreetiliselt arvutada elusolendite arvukate morfoloogiliste ja füsioloogiliste karakteristikute allomeetriline eksponent, mida on võrreldud empiirilisel teel saadud väärtustega (Günther, 1975). Korrelatsioonikoefitsient

( $r = 0,99$ ), mis on saadud 80 empiirilise allomeetrilise võrrandi jaoks, näitab teooria ja eksperimendi rahuldavat vastavust. Üldiselt ei allu organismid ühele kindlale sarnasusreeglile, vaid nn. "segatud režiimile". Domineeriv sarnasuskriteerium vastab nn. bioloogilisele (kineetilisele) sarnasusele, mille piirideks on ühelt poolt dünaamiline (mehaaniline) sarnasus ja teiselt poolt hüdrodünaamiline (transpordis) sarnasus. Sarnasusteooriat, kuigi see kujutab endast küllaltki vaieldavat meetodit, saab kasutada väga paljude erinevate küsimuste lahendamiseks. Klassikalise dimensioonianalüüsi ja sarnasuskriteeriumide pinnal arenenud uus uurimisvaldkond on kujunenud kvantitatiivse bioloogia sisuliseks teoreetiliseks tugisambaks.

#### Kasutatud kirjandus

Derome, J.R. Biological Similarity and Group Theory. - In: J. Theor. biol., vol. 65, 1977, pp. 369..378.

Glaser, R. Teisitinähtud bioloogia. Tallinn, "Valgus", 1979, 132 lk.

Günther, B. On theories of Biological Similarity. - In: Fortschritte der experimentellen und theoretischen Biophysik, B. 19, 1975, 111 S.

McMahon, T. Size and Shape in Biology. - In: Science, vol. 179, 1973, pp. 1201...1204.

Stahl, W.R. Similarity and Dimensional Methods in Biology. - In: Science, vol. 137, 1962, pp. 205...212.

## ORGAANILISE VORMI SÜMMEETRIAPENOMENIST STRUKTUURSUSPRINTSIIBI VALGUSES

John-Tagore Teevet

Vormi ja struktuuri mõisteid on tihti samastatud. Oigustatud on see vaid siis kui vormi ja struktuuri ei käsitleta viisuaalselt äratuntavate ruumiliste kujunditena. Struktuursusprintsiibi olemuse ja struktuuri mõiste täpsustamisega alustamegi.

Struktuursusprintsiip omab kaasaegses bioloogias olulist tunnetuslikku tähendust sest see võimaldab, nii on väitnud M.F.Vedenov ja V.I.Kremjanski (1970), kontsentreeritult haarata suurt hulka informatsiooni uuritava bioloogilise objekti või nähtuse kohta. Sellele printsiibile võib rajaneda nii üksikute staatiliste (morfoloogiliste, anatoomiliste) struktuuride uurimine kui ka dünaamiliste (arenevate, funktsioneerivate) nähtuste struktuuri või veelgi sisukam struktuuride staatika ja dünaamika kompleksne uurimine. Struktuursusprintsiibi tunnetuslik haare sõltub paljuski ka struktuuri enda ja temale lähedaste mõistete tõlgendamisest.

Struktuuri mõiste omab palju ühist organiseerituse mõistega. Erinevus seisneb vaid selles, et struktuuri puhul on püsivuse ja invariantuse omadused domineerivamad kui organiseerituse puhul. Bioloogias kasutatakse struktuuri terminit enamasti ehituse, morfoloogia või vormi, seega staatilises mõttes kuigi, nagu juba eespool mainitud, võib struktuurikäsitus haarata ka dünaamikat. Bioloogilise süsteemi ontogeneesi võib käsitleda tema struktuurimuutuste jadana (vt.J.Teevet j.t., 1983).

Struktuur on antud süsteemis kehtivate (loodus)seaduste kogum, millised määravad selle, kui terviku, vormi ja käitumise. Seadused kajastavad antud objekti antud eksisteerimisvormi kõige olulisemat - asja olemust ehk kvalitatiivset spetsiifikat. Luidugi on nii olemus kui ka struktuur palju laiemad mõisted kui seadus. Struktuur on seotud ka informatsiooni mõistega: nad mõlemad kajastavad teatud korrastatust - struktuur on informatsioon iseendast.

Sümmeetria mõiste (vt.V.Nitšik j.t., 1973) definitsioon

võib mitmeti varieeruda, olenevalt kasutemisvaldkonnast. Kuid see üldine mis sisaldub sümmeetria mõistes on eelkõige seos püsivuse ja muutlikuse mõistetega - see aga on iseloomulik nii sümmeetriale matemaatikas kui ka bioloogias.

Sümmeetriafenomen oma sisemise rikkuse ja universaalsuse tõttu võiks olla ise aluseks mingile tunnetus- või modelleerimisprintsipiibile, käesolevas aga kasutame sümmeetria atribuutikat vaid struktuuri omaduste kirjeldamiseks. Struktuuride kõige üldisemaks omaduseks ongi sümmeetria ja asümmeetria.

Struktuuri mõistega opereeritakse sageli. Tihti öeldakse struktuurne olevat ükskõik milline vähegi diskreetsust omav objekt, kuigi struktuuri mõiste pole seotud mitte niivõrd diskreetsuse olemasoluga kui võrd nende diskreetsete komponentide vaheliste seostega. Eksisteerivad ka väga kitsad ja spetsiifilised struktuuri tähendused. Meie lähtume antud juhul struktuuri mõiste üldisest ja lihtsast selgitusest: objekti struktuur on tema elementide organiseerituse viis või vorm. Sellise struktuursuse eksplikaadiks on graafide isomorfism.

Käesolev struktuurikäsitlus pole seotud matemaatilise struktuuride teooriaga (G.Birkhoff, 1967), milles struktuuride all mõeldakse kitsast graafide klassi - võresid. Samuti pole meie käsitlus seotud matemaatika põhistruktuuridega nagu seda on algebralised, topoloogilised ja järjestusstruktuurid. Meie struktuurikäsitlus ei kuulu otseselt ka süsteemse lähenemise mehhanismi, kuigi võib viimasega kooskõlastuda. Selline lähenemine on pigem heuristiline kui matemaatiline, kuigi kasutame matemaatilist atribuutikat.

Struktuuri sümmetriaomadused on meil seotud peamiselt struktuurimuutustega ning on aluseks viimaste seaduspärasuste, nende geneetika, määramisel. Orgaanilise vormi struktuuri ja selle eksplikaati, graafi, ning nende sümmetriaomadusi ei vaatle me kujunditena, kuigi eespool neid illustreerimegi.

Enne struktuuriheuristika kirjeldamist täpsustame oma struktuuri ja sümmeetria tähendused:

- struktuuriks  $S$  nimetame homogeenseteks peetavate elementide  $\{w\}$  kompositsiooni, milline on määratud nende elementide vaheliste seostega  $\{e\}$ ; see kompositsioon on invariantne

elementide (ümber)asetuse suhtes ruumis;

- struktuuri sümmeetria elementaarilmingud on seotud ekvivalentsuupaari tekkimisega, sellise ekvivalentsuse laienemisega suureneb ka sümmeetrilisus.

1. Struktuuri määramine. Struktuur  $S$  on määratud, äratuntav ja esitatav kakoonilise maatriksiga  $F$ , milles iga selle element  $f(i,j) \in F$  esitab struktuuri elemente  $w(i)$  ja  $w(j)$  ühendavat lihtahelat moodustavat  $w$ -elementide arvu. Siinjuures, kui  $w(i), w(j)$  on vahetult seoses (seda seost ennast mitte arvestades!) tähistatakse  $F$ -maatriksi elementi  $f^+$ , kui aga seost pole siis  $f^-$ . Selle maatriksi kanoonilisus seisneb tema ridade  $i$  ja veergude  $j$  üheselt määratud transponeerimiseeskirjas, milline rajaneb  $F(i)$ -ridu iseloomustavate vektorite järjestamisel. Peale transponeerimistsüklite lõppemist on  $F$ -maatriks dekomponeeritud sümmeetriaklasse kujutavaiks alammaatriksiteks. Kui maatriksite  $F$  ja  $F'$  vastavad alammaatriksid kokkulangevad, siis nende poolt esitatud struktuurid  $S'$  ja  $S$  on samased. Siinjuures eeldame muidugi, et  $w$ -elemendid ja nendevahelised  $e$ -seosed kujutavad mõnda orgaanilist vormi või mõnda muud konkreetset objekti.

Antud viisil struktuuri esitamine on täiustikum  $S$ . Toida poolt 1973 aastalt avaldatud moodusest kuna meie saame selle maatriksi baasil kätte kõik struktuuri  $S$  ja selle täiendi  $\bar{S}$  karakteristikud. Taoliselt oleme määranud ka küllalt keeruliste regulaarsete kooskõlastamata objektide struktuuri, nagu seda on 20-elementiline J.Folkman'i (1967) graaf.

Mida suurem on  $w$ -elementide arv struktuuris seda keerukam on tema äratundmine. Lihtsustamine pole siin eriti võimalik sest kehtib W.R.Ashby poolt sõnastatud vajaliku mitmekesisuse seadus (struktuursusprintsipi jaoks interpreteeritult): keerulise struktuuri mitmekesisus vajab äratundmismehhanismi milline ise omab vajalikku keerukust.

$F$ -maatriks sisaldab informatsiooni selliste struktuurikarakteristikute määramiseks, nagu: võimsus  $A = I \cdot m$ , keerukus  $B = \log I \cdot V \cdot K \cdot N$ , kompaktsus  $C = 2m/I(I-1)$ ,  $w$ -regulaarsus  $Rw = I - K/I - 1$ ,  $e$ -regulaarsus  $Re = m - N/m - 1$ , asimpleksiaalsus  $X = \text{card}(f^+ = 0)/m$ , sidusus  $Z = \text{card}(f^- = 0)/m$ . Siin on  $I$  -  $w$ -ele-



mentide arv struktuuris,  $m$  - e-seoste arv,  $V$  - valentsusklasside arv,  $K$  - w-elementide sümmeetriaklasside arv,  $N$  - e-seoste sümmeetriaklasside arv,  $\text{card } f=0$  -  $f=0$ -elementide arv  $F$ -s.

2. Struktuuri sümmeetriad ja asümmeetriad. Eluslooduses domineeriv, kõige silmatorkavam sümmeetria on bilateraalne ja sellepärast, seal kus võimalik, püüame struktuure illustreerida bilateraalselt. Sümmeetria on seotud ekvivalentsuse ja alternatiivsusega. Sümmeetria hakkab ilmnema seal, kus eksisteerivad vähemalt kaks ekvivalentset (ühesuguste struktuuriinvariantidega) struktuurielementi  $a$  ja  $b$ . Nende ühesugususe tõttu on nad alternatiivsed:  $a$  või  $b$ . Ühesuguste elementide arvu suurenemisega kasvab sümmeetriaklassi võimsus, kasvab struktuuri regulaarsus ning tugevneb struktuuri sümmeetria. Maksimaalse sümmeetria tingib minimaalne sümmeetriaklasside arv ( $K=N=1$ ). Sümmeetriaklasside arvu suurenemisega väheneb sümmeetria sest väheneb elementide arv sümmeetriaklassides. Sümmeetriaklasside arv võib ekstreemaaljuhul võrduda struktuurielementide arvuga  $K=1$  ( $N=m$ ). Sisuliselt pole siis enam tegu sümmeetriaklassidega kuna nad on üheelemendilised. Sellisel juhul eksisteerib täielik mitmekesisus ehk täielik asümmeetria.

Võimsamate struktuuride puhul võime üleminekut sümmeerialt asümmeerialle pidevaks lugeda.

S-struktuuride puhul eristame kolme tüüpi asümmeetriat ehk mitmekesisust:

1) v-asümmeetria (valentsusmitmekesisus), milline on esitatav valentsusjaotusvektoriga  $G = \langle g(0), g(1), \dots, g(v), \dots, g(V) \rangle$ , kus selle elemendid  $g(v) = \text{card } W(v)$  esitavad v-valentsete w-elementide arvu valentsusklassis  $W(v)$ .

2) w-asümmeetria (w-elementide mitmekesisus) avaldub transponeeritud  $F$ -maatriksi järjestatud reagruppidena  $W(1), \dots, W(k), \dots, W(K)$ , millised esitatakse jaotusvektoriga  $\bar{W} = \langle \text{card } W(1), \dots, \text{card } W(u), \dots, \text{card } W(U) \rangle$ , kus selle elemendid  $\text{card } W(u)$  esitavad selliste sümmeetriaklasside  $W(k)$  arvu, millised sisaldavad arv  $u$  w-elementi.

3) e-asümmeetria (e-seoste mitmekesisus) avaldub dekomponeeritud  $\bar{F}$ -maatriksi alammaatriksitesse  $F(k, k')$  kuuluvate ühesuguste elementidena  $\{f_1 = f_2 = \dots = f_r\} = E(n) \subset F(k, k')$  ning on

esitatav jätusvektoriga  $\hat{E} = \langle \text{card } E(1), \dots, \text{card } E(r), \dots, \text{card } E(R) \rangle$ , kus selle elemendid  $\text{card } E(r)$  esitavad  $r$ -elemendiliste sümmeetriaklasside  $E(n)$  arvu.

Need jaotusvektorid on samuti tuletatavad  $F$ -maatriksist, ning nende vektorite baasil saab asümmeetriat (ja sümmeetriat) mõõta. Näiteks  $e$ -asümmeetria väärtus avaldub valemiga:

$$He = -\sum_{n=1}^N Pe(n) \text{Id} Pe(n) = -\sum_{n=1}^N \frac{\text{card } E(n)}{m} \text{Id} \frac{\text{card } E(n)}{m} = -\sum_{n=1}^R \text{card } E(n) \frac{K}{m} \text{Id} \frac{K}{m}.$$

Asümmeetria on täielik (sümmeetriat pole) maksimaalse klassidearvu  $\max N = m$  korral kus  $\max He = \text{Id } m$ ; asümmeetria puudub (täielik sümmeetria) ühe  $E$ -klassi ( $N=1$ ) korral mil  $\min He = 0$ .

Võime avaldada ka sümmeetrilisuse  $RHe$ :

$$0 \leq RHe = 1 - \frac{He}{\max He} = \frac{\text{Id } m - He}{\text{Id } m} \leq 1.$$

3. e-sümmeetria ja struktuurimuutused. Struktuurimuutusi tingivad nii uute  $e$ -seoste tekkimine, olemasolevate katkemine kui ka  $e$ -seoste ümberpaiknemine. Analooiliselt sellele, kuidas on  $F$ -maatriksis tähistatud aktuaalsed  $f^+$  ja potentsiaalsed seosed  $f^-$ , tähistame seose tekkimisoperatsiooni  $q^+$  ning katkemisoperatsiooni  $q^-$ . Seose ümberpaikumine  $q^\beta$  kujutab endast kompositsiooni  $q^\beta = q^+ \& q^-$ .  $w$ -elementide lisandumine ja ellimineerumine taandub samuti  $q$ -operatsioonide kompleksile.

Igale sümmeetriaklassile  $\{e_1, e_2, \dots, e_r\} = E(n)$  vastavad alternatiivsed seosoperatsioonid  $q_1 \vee q_2 \vee \dots \vee q_r$  moodustavad automorfismide rühma ühese struktuurimuutuse, elementaarteisenduse  $Q(n)$  suhtes. Seega igale sümmeetriaklassile  $E(n)$  vastab parajasti üks elementaarteisendus  $Q(n)$  ning sellele omakorda üksainus resultaatstruktuur  $S'$ . Iga  $S$  võib  $m$  võimaliku  $q$ -operatsiooni tagajärjel teisenduda kuni  $N \leq m$  erinevaks resultaatiks  $S'$ . Täiesti  $e$ -sümmeetrilisel struktuuril on ainult üks elementaarteisendus  $Q$  ja üks resultaat  $S'$ .

Iga elementaarteisendusega kaasneb  $e$ -sümmeetria muutus. Kõikvõimalikud elementaarteisenduste kompositsioonid  $Q(1) \& Q(2) \& Q(3) \& \dots$  moodustavad hierarhilise struktuurigeneetika graafi, mille elementideks on hulk  $\{S\}$  ja seosteks hulk  $\{Q\}$ .

4. w-sümmeetria ja struktuuri täiend. Struktuuri täiend  $\bar{S}$  moodustub hulgast  $\{w\}$  mille iga elemendipaari  $w(i), w(j)$  vahel eksisteerivad parajasti need  $e$ -seosed, millised ei eksisteeri struktuuris  $S$ .  $F$ -maatriksi  $f^+$ -elemendid määravad struktuuri  $S$

ja selle karakteristikud ning  $f^-$ -elemendid määravad struktuuritäiendi  $\bar{S}$  ja tema karakteristikud. Võib ka esineda, et  $S$  osutub ühtlasi iseenda täiendiks  $\bar{S}$ .

Struktuur  $S$  ja tema täiend  $\bar{S}$  kujutavad endast tervikut, täisstruktuuri. Invariandiks  $S$  ja  $\bar{S}$  suhtes on  $w$ -sümmeetria jaotusvektor  $W$ , ning suurused  $Hw$ ,  $RHw$  ja regulaarsus  $Rw$ .

Kui struktuuri  $S$   $v$ -mitmekesisust kajastab valentsusjaotusvektor  $V$  siis täiendit kajastab selle pöördvektor  $V^-$ . Pöördvektoriks nimetame vektorit  $V^-$  mille elementide järjestus on  $V$  suhtes pööratud vastupidiseks.

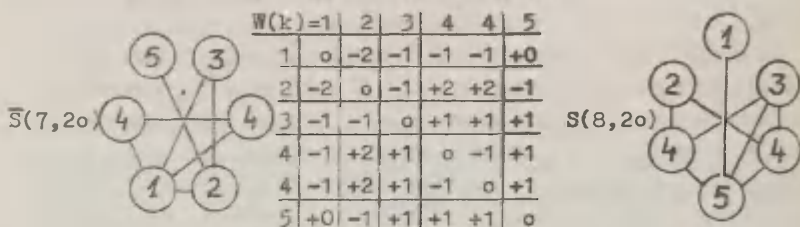
$S$  ja  $\bar{S}$   $e$ -sümmeetriad vastavate arvkarakteristikute raames ei lange kokku kuid väga erinevad nad olla ei saa.  $S$  ja  $\bar{S}$  kui terviku  $e$ -sümmeetria kajastamiseks kasutame vektorit  $E^-$  milline on struktuuri  $S$  jaotusvektori  $E$  ja tema täiendi jaotusvektori  $E^-$  otsesumma. Vektori  $E^-$  alusel määrame struktuuriterviku  $S\&\bar{S}$   $e$ -sümmeetria väärtused  $H\bar{e}$  ja  $RH\bar{e}$ , millised on seotud struktuuri eksisteerimistõenäosusega.

5.  $e$ -sümmeetria ja struktuuri eksisteerimistõenäosus. Nagu nägime p.2., on sümmeetriaklassi  $E(n)$  kuuluvate  $e$ -seoste esinemissagedus määratud suhtega  $\text{card } E(n) / m$ . Täpselt määratud esinemissagedus on aga klassikaline tõenäosus  $Pe(n)$ . Seega juhuslikult tehtud või toimunud  $q$ -operatsiooni puhul on resultaatsstruktuuri  $S(n)$  saamise tõenäosus  $Pe(n)$ . Seda tõenäosust nimetame teisendus- ehk üleminekutõenäosuseks. Niisugusel juhul struktuuri  $S'$  eksisteerimistõenäosus  $PS'$  osutub seda resultaatsstruktuuri  $S'$  andvate lähtestruktuuride eksisteerimistõenäosuse  $PS$  ja üleminekutõenäosuse  $Pe$  korrutiste summaks  $PS' = \sum PS(t) \cdot Pe(t)$ , kus  $T$  on struktuuri  $S'$  andvate lähtestruktuuride arv. Tõenäosus  $PS$  korreleerub suurustega  $RH\bar{e}$ ,  $H\bar{e}$ .

Ühesuguse kompaktsusega  $C$  struktuurid asuvad struktuurigraafika graafi ühel ja samal tasemel. Igal hierarhilisel tasemel on struktuurid järjestatud sümmeetria vähenemise korras. Sellest ka struktuuride tähistus:  $S(10,13)$  tähendab 10. taseme 13. struktuuri. Lähte ja resultaatsstruktuur on alati erinevatel tasemetel. Igal tasemel võrdub struktuuride eksisteerimistõenäosuste summa ühega.

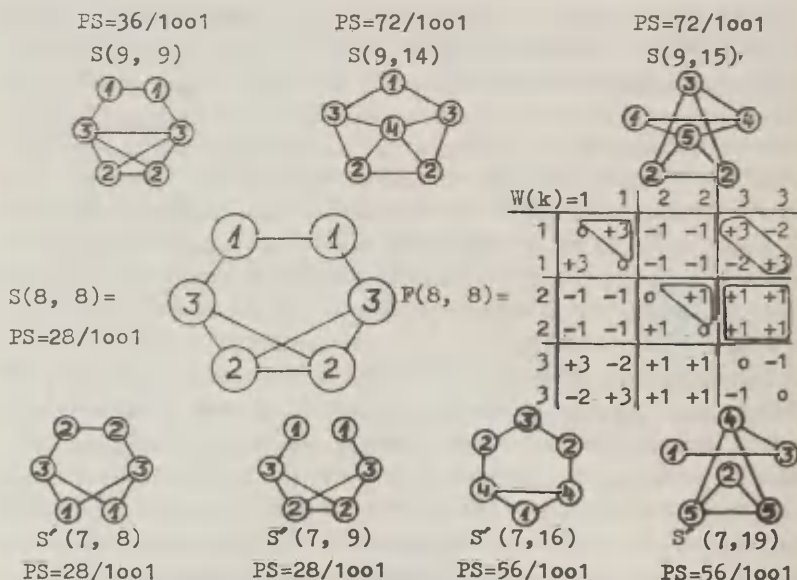
Allpool illustreerime struktuure ja nende omadusi.

N ä i d e 1. F-maatriks ja vastava struktuuri  $S(8,20)$  ja selle täiendi  $\bar{S}(7,20)$  sümmeetriakarakteristikud.



$A = 2,781$ ;  $A^- = 2,860$ ;  $\bar{V} = 011310$ ;  $Hv = 1,591$ ;  $RHv = 0,384$ ;  
 $B = 48$ ;  $B^- = 42$ ;  $\bar{V}^- = 013110$ ;  $H\bar{v} = 1,788$ ;  $RH\bar{v} = 0,308$ ;  
 $Rw = R\bar{w} = 0,2$ ;  $\bar{W} = W^- = 410000$ ;  $Hw = H\bar{w} = 2,252$ ;  $RHw = RH\bar{w} = 0,129$ ;  
 $C = 0,533$ ;  $C^- = 0,467$ ;  $E = 230000$ ;  $He = 2,250$ ;  $RHe = 0,250$ ;  
 $Re = 0,429$ ;  $R\bar{e} = 0,167$ ;  $\bar{E} = 510000$ ;  $H\bar{e} = 2,522$ ;  $RH\bar{e} = 0,102$ ;  
 $X = 0,125$ ;  $X^- = 0,143$ ;  $E^- = 740000$ ;  $H\bar{e} = 3,374$ ;  $RH\bar{e} = 0,137$ .

N ä i d e 2. Elementaarteisendused  $Q(n)$  ja eksisteerimistõenäosused PS.



Struktuur  $S(8, 8)$  on struktuuride  $S(9, 9)$ ,  $S(9,14)$  ja  $S(9,15)$   $Q^+$ -teisenduste mõttes resultaatstruktuur  $S'$ . Selle struktuuri

eksisteerimistõenäosuse tingib lähtestruktuuride eksisteerimis- ja üllminekutõenäosuste korrutiste summa:

$$P(t=1) = PS(9, 9) \cdot Pe(9, 9) = 36/1001 \cdot 1/9 = 4/1001;$$

$$P(t=2) = PS(9, 14) \cdot Pe(9, 14) = 72/1001 \cdot 2/9 = 16/1001;$$

$$P(t=3) = PS(9, 15) \cdot Pe(9, 15) = 72/1001 \cdot 1/9 = \underline{8/1001};$$

$$PS(8, 8) = 28/1001$$

Sümmeetriaklass  $E(n)$ , elementaarteisendus  $Q(n)$ , üleminekutõenäosus ja resultaattstruktuur  $S'$ :

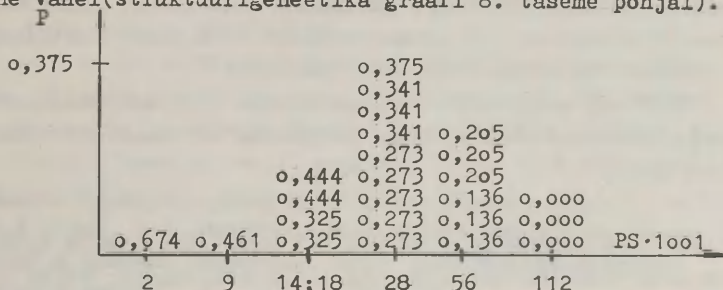
$$1.1 = E(n=1) \ \& \ Q(n=1) \ \& \ Pe(n=1) = 1/8 \ \& \ S'(7, 9);$$

$$1.3 = E(n=2) \ \& \ Q(n=2) \ \& \ Pe(n=2) = 2/8 \ \& \ S'(7, 19);$$

$$2.2 = E(n=3) \ \& \ Q(n=3) \ \& \ Pe(n=3) = 1/8 \ \& \ S'(7, 8);$$

$$2.3 = E(n=4) \ \& \ Q(n=4) \ \& \ Pe(n=4) = 4/8 \ \& \ S'(7, 16).$$

Näide 3. Seos eksisteerimistõenäosuse PS ja sümmeetrilisuse  $RH^2$  vahel (struktuurigeneetika graafi 8. taseme põhjal).



Histogrammi kujutavad arvud on  $RH^2$  väärtused.

6-elementiliste struktuuride geneetikagraafi (156 S-struktuuri, 570 Q-teisendust) eksisteerimistõenäosuste analüüsimisel koorusid välja järgmised seaduspärasused (vt. ka J. Teevet j.t., 1983):

1) Eksisteerimistõenäosuste üldine jaotus logaritmilisel skaalal on normaaljaotus (lognormaalne).

2) Eksisteerimistõenäosuste jaotus igal struktuuritasemel on parempoolse asümmeetriaga ja läheneb lognormaalsele.

3) Struktuuri ja tema täiendi eksisteerimistõenäosused on võrdsed.

4) Eksisteerimistõenäosus korreleerub suhtelise sümmeetrilisuse ja asümmeetriat mõõduga; mida sümmeetrilisem on struktuur seda väiksem on tema eksisteerimistõenäosus.

5) Iga struktuuritaseme eksisteerimistõenäosused on disk-



reetsed ja kordsed (mõnede harmoonilistega):  $PS_{j+1} = 2 PS_j = 4 PS_{j-1} = \dots$ ; ühetasemeliste struktuuride  $PS$ -d võivad erineda üksteisest kümneid kordi.

6) Eksisteerimistõenäosuste väärtused esinevad harilike murdudena, kusjuures väikseimad ühisnimetajad on 4-elementilistel struktuuridel 5, 5-elementilistel 84, 6-elementilistel 1001 jne.

7) Elementaarteisendus võib vahest muuta struktuuri isenda täiendiks; Leidub ka struktuure millised ongi iseenda täiendid.

8) Suure eksisteerimistõenäosusega tugevalt asümmeetrilised struktuurid on peamiselt paljude asümmeetriliste lähtestruktuuride elementaarteisenduste resultaadid; suur eksisteerimistõenäosus on saadud paljudelt suhteliselt suure eksisteerimistõenäosusega lähtestruktuuridelt nende suhteliselt väikeste üleminekutõenäosuste summana.

9) Suure eksisteerimistõenäosusega tugevalt asümmeetrilised struktuurid teisenduvad paljudeks asümmeetrilisteks struktuurideks.

10) Väikese eksisteerimistõenäosusega tugevalt sümmeetrilised struktuurid on väga väikese arvu suhteliselt sümmeetriliste lähtestruktuuride teisendusresultaadid; väike eksisteerimistõenäosus on tingitud suhteliselt väikestest eksisteerimistõenäosustest nendel vähestel lähtestruktuuridel (kuigi üleminekutõenäosused on suhteliselt suured).

11) Väikese eksisteerimistõenäosusega tugevalt sümmeetrilised struktuurid teisenduvad väga vähesteks küllaltki sümmeetrilisteks struktuurideks.

12) Eeltoodust võib järeldada, et kehtib mingi sümmeetria ja asümmeetria alalhoiu tendents.

13) Suure struktuurideklassi moodustavad niinimetatud "polüsümmeetrilised" struktuurid, millised omavad palju väikesi sümmeetriaklasse (bisümmeetria, trisümmeetria) ning nende eksisteerimistõenäosused ja sümmeetriaväärtused on keskmised; selliste polüsümmeetriliste struktuuride arv on suurem kui sümmeetriliste ja asümmeetriliste struktuuride arv kokku.

14) Keskmiste eksisteerimistõenäosustega polüsümmeetrilis-

te struktuuride rohkus tingib, et sellise "polüsümmeetrilisuse" olemasolu tõenäosus on suurem kui väiksemal arvil suure eksisteerimistõenäosusega struktuuridel.

15) Polüsümmeetriiline struktuur on ühtlasi ka bilateraalne, aga bilateraalne sümmeetria on eluslooduses kõige enam levinum.

Sellised on siis mõned orgaanilise vormi sümmeetriafenomeeniga seotud nähtused. Võibolla on nii võimalik analüüsida ka orgaanilise vormi teisi tahke?

#### K i r j a n d u s.

1. G.Birkhoff. Lattice theory. Amer.Math.Soc.Colloc.Publ., Providence, 1967, Vol.25, 3d edition.

2. J.Folkman. Regular line-symmetries graphs. Journ. Comb. Theory. 1967, Vol.3, pp 215-232.

3. J.-T.Teetvet, R.Krasnoštšjokova. Struktuursusprintsip - hüpotees või modelleerimismoodus. "Raku teooria". IX teoreetilise bioloogia kevadkooli teesid. Tartu, 1983. lk 106-117.

4. S.Toida. Isomorphism of graphs. "Proc. 16th Midwest Symp. Circuit Theory". Waterloo, 1973, Vol.2.

5. В.М.Ничик, Н.П.Депенчук. Причинность как момент взаимодействия и принцип симметрии. Вкн: Современный детерминизм. Законы природы. М. 1973, с 503-524.

6. М.Ф.Веденов, В.И.Кремянский. Принцип структурности в современной биологии и его познавательное значение. В кн.: Современные проблемы теории познания диалектического материализма. Том I. М. 1970, с 205-247.

# ALGEBRALISTE VÕRRANDITE LAHENDAMISE STRATEEGIAST KUI TEOREETILISE BIOLOOGIA ÜHEST VÕIMALIKUST ALUSEST

V. Reeben

TRÜ biofüüsika laboratoorium

## 1. Matemaatilis-filosoofilisest suunitlusest

Teoreetiline bioloogia on jõudmas oma varasemast, klassikalise bioloogia ja teiste teaduste rüpes arenevast faasist juba olulisemale teelahkmele, kus ta on hakanud erutama laiemat teadusliku üldsuse meeli ja andnud põhjust küsida "Quo vadis biologia theoretica?"

Sellises olukorras on põhjust vaadata teoreetilisele bioloogiale laiemalt ja seda nii seoste mõttes teiste teadustega kui ka kogu teaduse üldisema ajaloolise arengu mõttes. Pöörakem siis pilgud tagasi meie ajastu üldisema teadusliku mõtte rajajate - Descartes'i, Newtoni ja Leibnizi vaadetele.

Newton pidas matemaatikat loodusteaduste osaks. Descartes - universaalseks vahendiks materiaalse maailma ja tema v o r m i d e (! V.R.) ning liikumiste uurimisel ning Leibniz - selleks aluseks, mis annab maailma evolutsioonilistele objektidele nende monaadi [ jagamatu substantsi, entelehhia, tõelise (mittemateriaalse) aatomi, loomuliku automaadi, jumaliku masina; tänapäeva keeles võiks vist öelda: eksistentsi teoreetilis-matemaatilise aluse, tervikliku süsteemi ning selle struktuuri ja funktsiooni põhiprintsiibi]

Kuid Descartes'i ja Leibnizi vaadetes on veel hoopiski konkreetsemaid arvamusi matemaatika ja üldse teooria kohast looduses. Descartes, olles andnud esimesena matemaatika ajaloos üldise meetodi n-astme võrrandite graafiliseks lahendamiseks, kaldus üldse esile tõstma just a l g e b r a - l i s t e v õ r r a n d i t e l a h e n d a m i s t , arvates, et peamised matemaatilised probleemid ja ka paljud looduslikud protsessid taanduvad just sellele.

Leibniz aga omistas oma matemaatilis-teoreetilistele monaadidele terve rea olulisi omadusi: jagamatus, terviklikkus, äkiline sünd ja surm, ökonoomsus, individuaalsus, optimaalsus, hierarhilisus ja harmoonilisus, ammendamatus ja mitmekesisus, seostatus tervikliku universumiga (mis tugevneb monaadi arenedes), eksistentsi maksimum, aktiivsus, pidev muutlikkus läbi mikrohüpete rea jne., mida ta matemaatiliselt püüdis sidestada imaginaararvudega ja differentiaalidega.

Teiste teaduste poolt, kelledest tänapäeval paljud tunnevad tõusvat huvi bioloogia vastu, võiks aga erilisemalt esile tõsta astronoomiat ja kosmoloogiat, mis on oma olemuselt samuti evolutsioonilised teadused nagu bioloogiagi. Tänapäeva astrofüüsika ja kosmoonia on hakanud üha rohkem pöörduma mõista elu ja mõistuse kohta maailmas, formuleerides järjest selgemini oma antroopsuse printsiibi aspekte ning seostades maailma objekte, kaasaarvatud isegi bioobjektid, füüsikaliste interaktsioonide ilma dimensioonita fundamentaalkonstantidega, eriti elektromagnetismi ja gravitatsiooniga ( $\alpha \approx 1/137$ -ga ja  $\alpha_e \approx 10^{-40}$ -ga). Inglise astrofüüsikud Carr ja Rees, 1979 [1] kirjeldavad planeete  $\sqrt{\alpha/\alpha_e}$  kaudu, inimese suurusega ja massiga bioobjekti  $\sqrt[4]{\alpha/\alpha_e}$  kaudu jne., sellest lähtudes koostasime, Reeben, 1981, 1982 [2, 3] oma teoreetilise biosüsteematika mudeli, mis seob taimeriiki ruutvõrranditega ja ruutväljadega ( $\sqrt{\alpha/\alpha_e}$ ), kalu ja vaalasid kuupvõrranditega ( $\sqrt[3]{\alpha/\alpha_e}$ ) jne.

Kõik see tõstatab küsimuse, kas siiski mainitud Descartes'i ja Leibnizi arvamustes ei ole varjul tõelised maailma tunnetamise alged, kaasaarvatud ka teoreetilise bioloogia alged? Vaadake neid võimalikke vastavusi üheskoos: võrrandite klassid - objektide klassid. Kogu n-astmeliste võrrandite hulga algebraline universaalsus - objektide seostatus ja maailma ühtsus. Võrrandite lahendamise strateegia ja käik - evolutsioon. Imaginaarlahenditega võrrandid - kompaktsed, jagamatud, orgaanilise terviklikkusega objektid.

Eks ole, tasub juurdlemist. Ja tekitab hämmeldust, kui võrd tänapäevaselt võivad kõlada mineviku suurte mõtlete ideed.

Vaadelgem siis edasi detailsemalt, kuidas need ideed ennast õigustavad kõige esimesel juhul, ruutvõrrandite juures, mida oma põhiosas seostame planeetide maailmaga ja oma mitmekesisuses edasi ka taimeriigiga bioloogias. (Siinkohal võiks tuua ka paralleeli: kujutelm planeedid + puud ja taimed on lähedane kujutelmale rakud + viburid, rakud + pseudopoodid, mida alles skaneeriv elektronmikroskoop avas meile oma hiilguses).

## 2. D. Bernoulli võrrandite lahendamise meetodi olemusest, täiendamisest ja viimisest perioodiliste ahelmurdude sümboolikale

Kui Descartes andis esimese graafilise võrrandite lahendamise üldmeetodi, siis D. Bernoulli andis esimese lahendite rekurrentse arvutamise üldmeetodi (1732, Peterburis), mis algselt võimaldas leida võrrandi

$$x^n = p_1 x^{n-1} + p_2 x^{n-2} + \dots + p_n$$

suurima (ja  $y = 1/x$  kaudu ka vähima) reaallahendi kui

$$x_{\max} = \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{\mu_{k+1}}{\mu_k}, \text{ kus}$$

$$\mu_k = p_n \mu_{k-n} + \dots + p_2 \mu_{k-2} + p_1 \mu_{k-1}$$

leitakse võrrandi koefitsientide  $p_1, p_2, \dots, p_n$  kaudu rekurrentselt ja lähte arvudeks  $\mu_{-(n-1)}, \dots, \mu_{-2}, \mu_{-1}, \mu_0$  võetakse  $0, \dots, 0, 0, 1$ . Hiljem õpiti leidma teiste lähte arvudega ka mooduli järgi suurimaid (vähimaid) imaginaarlahendite paare ja ka kahekordset  $x_{\max}$ -lahendit. Paraku aga meetod lakkas töötamast kolme ja enam mooduli järgi võrdse lahendi puhul.

Nüüd on aga meie poolsed pikemaajased Bernoulli meetodi uurimised võimaldanud väita, et selle meetodi juured on väga palju rikkamad kui seni arvati. Nimelt osutus, et Bernoulli algoritmi iga sammu järele vaheldades astendamise ga on võimalik lahendada ka 3-e ja enama võrdse  $x_{\max}$



lahendiga võrrandit ning et Bernoulli rekurrentsed  $\mu_n$  jadad (seni näidatud küll vaid ruutvõrrandi puhul) on efektiivseks sidelülis algebraliste, differentiaalsete ja differentsvõrrandite vahel ning samuti perioodiliste ahelmurdude ning üldistatud Fibonacci-Lucas' arvuridade vahel.

Ruutvõrrandi  $x^2 \pm px \pm q = 0$  puhul osutusid eriti olulisteks lähte arvude paarid 0, 1 ja 2, p.

Bernoulli jada  $\mu_n = q \cdot \mu_{n-2} + p \cdot \mu_{n-1}$  annab meile 0, 1 puhul üldistatud Fibonacci rea  $a_n$  ja 2, p puhul üldistatud Lucas' rea  $b_n$ , nende suhe aga diskriminandi

$$\sqrt{D} = \sqrt{p^2 \pm 4q} = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{b_n}{a_n}.$$

Bernoulli meetodi puhul on mugav kasutada lõpmatute perioodiliste ahelmurdude sümboolikat, eriti koos lihtsate rekurrentse arvutuse programmidega 53-34 või 53-21 tüüpi kalkulaatoritele.

Enne mõni sõna lõpmatute ahelmurdude tutvustamiseks. Selliste ahelmurdude abil saab kergesti leida parimaid täisarvulisi suhteid,  $P_n/Q_n$ , nn. lähismurdusid, mistahes täisarvudes mitteväljenduvatele suurustele, nagu näiteks irratsionaalarvud või aasta pikkus päevades. Seejuures ruutirratsionaalsuste ahelmurruks on kõik perioodilised.

Näiteks  $\sqrt{3}$  tavaline ahelmurd on

$$1 + \frac{1}{1 + \frac{1}{2 + \frac{1}{1 + \frac{1}{2 + \dots}}}}$$

Kuid selline ajalooline kirjutusviis ei ole praktiline.

Arvutusteks sobib paremini tabel

			1	1	1	1	1	...
			1	2	1	2	1	2
0	1	1	2	5	7	19	26	71
1	0	1	1	3	4	11	15	41

ja tähistuseks

$$\left( \begin{array}{ccc} 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 2 \end{array} \right) - \left( \begin{array}{c|c} 0 & 1 \\ \hline 1 & 0 \end{array} \right)$$

ehk veelgi lühemalt  $\sqrt{3} = (1, \overline{1, 2})$ , kus ülakriips näitab, milline algoritmi osa kordub perioodiliselt.

Peale tavalise ahelmurru on veel lahutustehtega ahelmurru, näit.

$$\sqrt{3} = \left( \begin{array}{cc} -1 & -1 \\ 2 & 4 \end{array} \right) - \left( \begin{array}{c|c} 0 & 1 \\ \hline 1 & 0 \end{array} \right) = [2, \overline{4}]$$

ja veel optimaalsed Seleniuse [4] segatehtega ahelmurru, näit.

$$\sqrt{13} = \left( \begin{array}{cccc} -1 & -1 & 1 & -1 \\ 4 & 2 & 2 & 8 \end{array} \right) - \left( \begin{array}{c|c} 0 & 1 \\ \hline 1 & 0 \end{array} \right).$$

Ruutvõrrandi  $x^2 = px + q$  lahendamise Bernoulli ahelmurdu võib aga defineerida sellise lõpmatu ahelmurru moodustamisena, mille lähismurdude jada koondub võrrandi lahendiks. Võrreldes tavaliste ahelmurdudega on Bernoulli ahelmurru mitmed olulised erinevused: 1) ahelmurru algoritmi arvudeks on otseselt võrrandi koeffitsiendid  $p$  ja  $q$ , 2) ahelmurru periood on alati üks, 3) ahelmurru algoritmi ülareas ei ole alati 1 või -1 või  $\pm 1$  vaid  $\pm q$ , 4) alareas lubatakse ka negatiivseid arve, 5) algoritmi arvud  $\pm p$  ja  $\pm q$  võivad olla ka murdarvudeks, 6) lähteartvudeks on mõttekad mitte ainult 0 ja 1 vaid ka 2 ja  $p$  ja üldse mistahes (kuigi eelistatult teatud täisarvud) kaks arvu.

Ainult  $q = \pm 1$  ja  $\sqrt{D} = \sqrt{n^2 \pm 1}$  puhul langevad Bernoulli ahelmurd ja tavalised ahelmurru omavahel kokku. Bernoulli algoritm ei anna küll üldjuhul kõige kiiremat koondumist lahendi väärtusele, kuid selleest annab ta mõttekaid  $a_n(n)$  kõveraaid.

Ruutvõrrandi  $x^2 = px + q$  Bernoulli ahelmurd on seega defineeritud kui

$$\left( \begin{array}{c} \overline{q} \\ p \end{array} \right) - \left( \begin{array}{c|c} a_0 & b_0 \\ \hline a_1 & b_1 \end{array} \right) = \begin{array}{c|c} \begin{array}{ccc} q & q & q \dots \\ p & p & p \dots \end{array} & \begin{array}{l} a_n = q \cdot a_{n-2} + p \cdot a_{n-1} \\ b_n = q \cdot b_{n-2} + p \cdot b_{n-1} \end{array} \end{array}$$

ja lähteartvud  $a_0$   $a_1$  ja  $b_0$   $b_1$  valitud nii, et  $\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{b_n}{a_n} = \sqrt{D}$

koonduks meid huvitavatele väärtustele.

D,  $x_1$  ja  $x_2$  saame siis, kui võtame järgmised lähte-  
arvud:

$$\sqrt{D} = \begin{pmatrix} \bar{q} \\ p \end{pmatrix} \begin{array}{c|c} b_n & a_n \\ \hline 2 & 0 \\ q & 1 \end{array} = \frac{b_n}{a_n} = \frac{2}{0} \frac{p}{1}$$

$$x_1 = \begin{pmatrix} \bar{q} \\ p \end{pmatrix} \begin{array}{c|c} q \cdot a_n & a_{n-1} \\ \hline 0 & 1 \\ q & 0 \end{array} = \frac{q \cdot a_n}{a_{n-1}} = \frac{0}{1} \frac{q}{0}$$

$$x_2 = \begin{pmatrix} \bar{q} \\ p \end{pmatrix} \begin{array}{c|c} a_{n-1} & a_n \\ \hline 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{array} = \frac{a_{n-1}}{a_n} = \frac{1}{0} \frac{0}{1},$$

kus  $\lim_{n \rightarrow \infty}$  on kokkuleppeliselt ära jäetud.

Kehtib ka

$$x_{1,2} = \frac{p \pm \sqrt{D}}{2} = \frac{p \pm b_n/a_n}{2}.$$

Nagu juba mainitud kasvukõvera teesides, suhted  $b_n/a_n$  kaotavad  $D < 0$  puhul mõtte, ent jadad  $\{a_n\}$  ja  $\{b_n\}$  on siiski väga huvitavad ja me kujutame neid geomeetriliselt punktide  $(a_n, b_n)$  abil  $na_n$ -,  $nb_n$ - ja  $a_nb_n$ -tasanditel. Kasutades funktsioone  $e^{\pm t}$ ,  $\sin$  ja  $\cos$  jt. võime leida pidevad parameetrilised kõverad, millel need  $a_n(n)$  ja  $b_n(n)$  punktide jadad paiknevad.

Kujutades edasi neid  $a_n(n) \rightarrow y(t)$  ja  $b_n(n) \rightarrow x(t)$  parameetrilisi kõveraid paarikaupa Cartesiuse ristkoordinaadistikus saame me niiviisi antud võrrandi diskriminantide jaoks nende  $(a_n, b_n)$ -trajektooriid (ellipsid, hüperboolid jne.), mille alusel saab edasi detailiseerida ruutvõrrandite jaotamist klassideks (peale  $D > 0$  ja  $D < 0$  veel  $D > 0$  alltsoonid  $Re_1$  ja  $Re_2$ ), milledest just tsoon  $Re_1$  omab suuremat tähendust bioloogia jaoks. Selliselt Bernoulli ahelmurrud võimaldavad ka edasist ruutvõrrandiga kaasnevate mõistete laiendamist: mitte ainult kui seos,

mis annab kaks punktlahendit, vaid veel lisaks kui algoritm, mis genereerib nende lahenditega seotud kõveraid, ("kvan-teeritud" arengu puhul vahepeatusega sammusid) ja koos lähte-arvude vaatlemisega üle terve arvuvälja annab ka teo-reetilisi lisasoovitusi  $a_n, b_n$  kõverate teatud eelistatud amplituudide ja faasinihete valimiseks (täiendades just seda lõiku, kus tavaliste II järku differentiaalkõvõrrandite meetod on raskustes).

Samuti võimaldavad need  $a_n, b_n$ -kõverad ja  $(a_n, b_n)$ -trajektoolid  $i\sqrt{D}$  tüüpi imaginaararvude geomeetrilise mõtte laiendamist, andes seejuures kogu aeg meile võrdluseks duaalseid reaalsete diskriminantide kõveraid.

### 3. Ruutvõrrandite täiendav jaotamine nende $(a_n, b_n)$ -trajektooride tüübi alusel (joon. 1)

Et vältida segadusi märkidega on siin ruutvõrrandi üldvalem parem anda kujus  $x^2 = px + q$ . Sellele vastav Bernoulli algoritm on esitatav perioodilise ahelmurru ( $\bar{p}$ ) abil. Üldse saame aga ruutvõrrandi kordajate märke muutes neli algoritmi: mis on esitatavad vastavalt ahel-murdudega

$$\begin{pmatrix} \bar{q} \\ p \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} -\bar{q} \\ p \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \bar{q} \\ -p \end{pmatrix} \quad \text{ja} \quad \begin{pmatrix} -\bar{q} \\ -p \end{pmatrix}.$$

Neist on bioloogiliste kõverate kirjeldamiseks kõige hu-vitavam ahelmurd ( $\bar{q}$ ), mis vastab võrrandile

$$x^2 = px - q \quad \text{ehk} \quad x^2 - px + q = 0,$$

kuna seal on  $a_n$ - ja  $b_n$ -kõverad pidevad (ilma sin-cos ja parem-vasem hüppamisteta) ning esinevad Im-Re üleminekud, mis on järjepidevalt jälgitavad kõverate kuju transformee-rumise kaudu (joon. 2).

Ruutvõrrandite jaotamine klassideks, kus ühes on  $D > 0$  (juht Re) ja teises  $D < 0$  (juht Im) on tavaline. Re-tsooni võrrandile vastavad  $(a_n, b_n)$ -kõverad on eelkõige hüper-boolid, Im-tsooni võrrandi jaoks aga ellipsid ja asümmeet-rilised spiraalid. Kuid  $(a_n, b_n)$ -trajektooride vaatlemine

kõigi Re-tsooni võrrandite jaoks võimaldab selles tsoonis selgelt eristada kahte alltsooni:  $Re_1$  ja  $Re_2$ . Tsoonis  $Re_2$  kus

$$|p| > \begin{cases} |q| - 1 & (\text{pos. } q) \\ |q| + 1 & (\text{neg. } q), \end{cases}$$

on meil hüperboolid, kuid tsoonis  $Re_1$  on poolavatud - pool-suletud kõverad, kus kasvavad harud on lähedased  $x \ln x$  kõverale, kuid kahanevad harud on päris isemoodi, bioloogidele võiks öelda kase lehe moodi (joon. 2-A). Need kujud moodustuvad funktsioonidega  $e^{\alpha t} \cdot \text{sh}\beta t$  ning  $e^{\alpha t} \cdot \text{ch}\beta t$  teatud, ruutvõrrandi  $p$  ja  $q$  poolt määratud  $\alpha$  ja  $\beta$  väärtustel.

Im-Re piiril on meil  $D = 0$ ,  $p = 2\sqrt{q}$  ning kõverad

$$x = 2(\sqrt{q})^t, \quad y = t(\sqrt{q})^{t-1} \quad \text{ja}$$

$$y = \frac{2}{q-1} x \ln x.$$

Siinkohal võiks mainida, et kuna funktsioon  $x \ln x$  on entroopia ja informatsiooni õpetustes oluline, siis siin lisaks leitud  $y = x \ln x$  parameetriline esitamine ja sidumine ruutvõrrandi  $D = 0$  lahendamiskäiguga, võib nimetatud teooriatele anda uusi pidepunkte.

$Re_1$ - $Re_2$  piiridel on meil  $\sqrt{D} = \sqrt{n^2}$ ,  $|p| = |q| - 1$  kui  $q > 0$  ja  $|p| = |q| + 1$ , kui  $q < 0$ ; seega näit. antud  $q$  juures kvadrantis  $(\frac{-q}{p})$   $Re_1$  tsoon ulatub piirist  $p = 2\sqrt{q}$  kuni piirini  $p = |q| + 1$ , bioloogia jaoks huvitaval juhul kui  $q \approx 1,6$  saame näit.  $p = 2\sqrt{1,6} \approx 2,53$ -st kuni  $p = |-1,6| + 1 = 2,6$ -ni, s.o. küllaltki kitsa tsooni.  $(\frac{-q}{p})$  kvadrantis on  $Re_1$ - $Re_2$  piiril meil kõverad

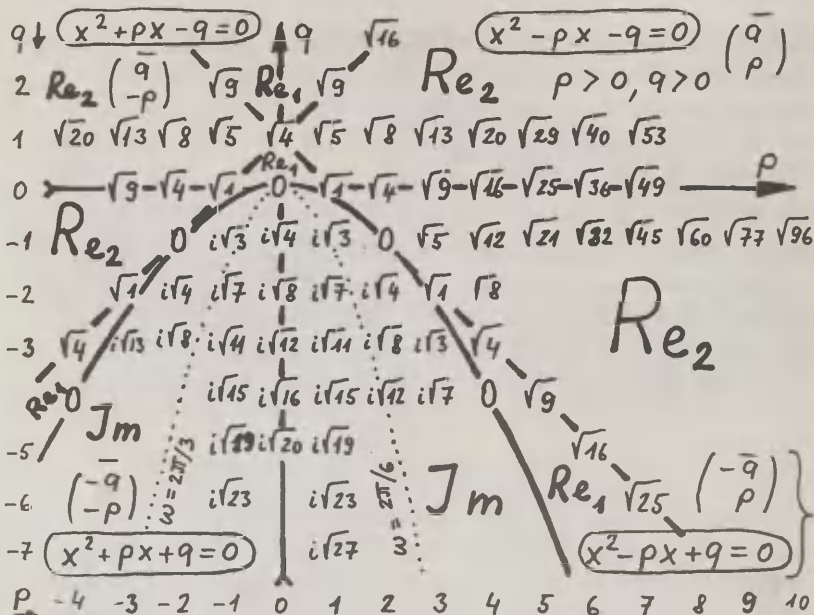
$$x = q^t + 1 \quad \text{ja} \quad y = \frac{q^t - 1}{q - 1},$$

mis koos annavad meile kiirenevaid sirgeid alguspunktiga

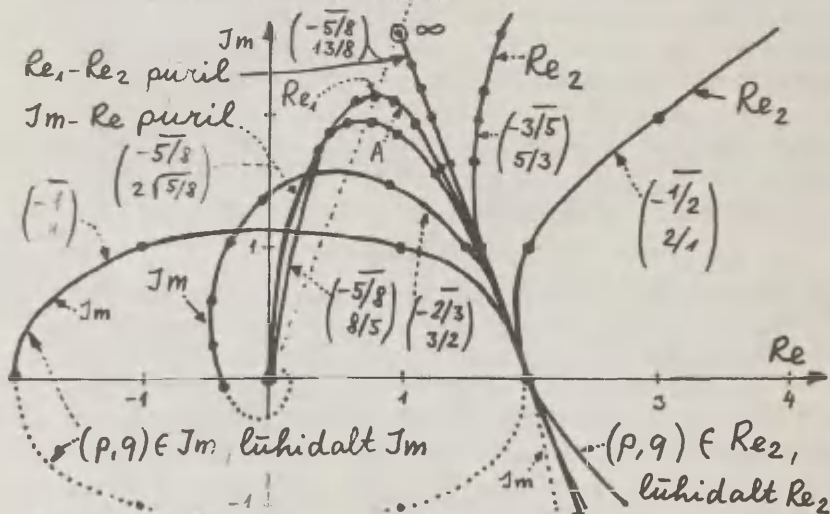
$(1, \frac{-1}{q-1})$  läbi punkti  $(2, 0)$ . Olulised on veel isojooned  $q = \text{const}$ ,  $\sqrt{D}$  ja  $i\sqrt{D} = \text{const}$  ja  $\omega = \text{const}$ . Isojoonel  $\omega = \text{const}$  me püsime, kui  $(\frac{-q}{p}) \times (\frac{n}{\sqrt{n}}) = (\frac{-nq}{\sqrt{np}})$ , isojoonel  $i\sqrt{1}$  me püsime, kui

$$q = \frac{1}{4 \sin^2 \frac{2\pi}{n}} \quad \text{ja} \quad p = \cot 2\pi/n.$$





Joon.1. Ruutvõrrandite liigitus klassideks (tsoonideks) vastavalt diskriminandi väärtustele.



Joon.2. Ruutvõrrandi diskriminandi  $(a_n, b_n)$ -trajektoori muutumine läbi  $Im-Re_1-Re_2$ -tsoonide kvadrantis  $\begin{pmatrix} -q \\ p \end{pmatrix}$ .

4. Kasvukõverate, okste hargnemise, lehtede-okaste roodumise ning tüvede-käbide-lehtede kujude esmase analüüsi tulemusi

Esimesed üldise  $(\alpha/\alpha_0)^{1/2}$ - mudeli raames tehtud katsed siduda taimi kui oletatavaid  $(\alpha/\alpha_0)^{1/2}$  objekte ruutvõrrandi süstemaatilisest analüüsist leitud parameetriliste kõverate ning Im-Re tasandi trajektooriga (kujudega) on olnud viljakad. Selle esmase analüüsi tulemusena pakume välja järgmised tööhüpoteesid, mida praegu tohib aga tõsisemalt võtta vaid botaaniliste objektide - puude, taimede ja seen- te - piires.

Evolutsiooni sisemine olemus - liikumine võrrandite lahendamisstrateegiat jälgides ning võrrandite koefitsiente teatud piirides ja teatud reeglite järgi muutes.

Ontogeneia - areng  $q = \text{const}$  juures suunaga Im $\rightarrow$ Re.

Kõrgtaksonlus - põhikasv kas tsoonis Re<sub>1</sub> (puud, pöösad, taimed) või tsoonis Re<sub>2</sub> (seened).

Kesktaksonlus -  $\sqrt{D} = \text{const}$  ja  $\omega = \text{const}$  säilitamised. Erinevad liigid - erinev Im $\rightarrow$ Re käik, erinevad lähteartvud (lähteamplituudid ja faasid). Liigist kõrgemad taksonid - võrrandite koefitsientide  $q$  ja  $p$  varieerimised, eelistatult teatud ridades (Fibonacci jt.).

Arengu algus seemnetest (munarakust, embrüost, Baeri seadused?) - lahendamisstrateegiad Im-tsoonis eelistatult mooduli järgi võrdsete lahenditega võrrandite maailmas (kus amplituudid Im-Re telgedel on võrdsed, kujud lähedasemad puhtale logaritmilisusele ja vektori suund leitav esimesel sammul).

K i r j a n d u s

1. Carr B.J., Rees M.J. Nature, 1979, V. 278, 605.

2. V.Reeben. Diskussiooni ettekanne. VII TB kevadkool, Järvselja 1981.

3. Рэзбен В.А. Тезисы докл. I Всесоюзн. бюфиз. съезда, М., 1982, т. IV, 70-71.

4. Selenius C.-D. Acta Acad. Aboensis Math. et Phys. 1960, XXII, N 2, 10.

## VORMI MIKROGENEES NÄGEMISTAJUS

Talis Bachmann

(TRÜ psühholoogiakateeder)

Nii loomade eduka kohastumise kui ka inimese efektiivse tegevuse eelduseks on võime adekvaatselt tajuda ümbritsevat keskkonda, selles esinevaid vorme ja ärritusmustreid. Tajupildis esindatavad vormid peavad olema praktiliselt isomorfsed objektiivselt eksisteerivate mõjurite vormiga, tagamaks adekvaatset ja kiiret reageerimist.

Igapäevaelu kogemustest lähtudes tundub nägemistaju vahetu, otseselt antud peegeldusena. Täpsed psühhofüüsilised ja psühhofüsioloogilised uurimused aga tõestavad, et selline subjektiivse mulje vahetus ja mõjuriga üheaegsus on illusoorne. Tahhistoskoopilistes eksperimentides selgub, et subjektiivne vorm tajupildis tekib järk-järgult, läbides mitmeid kvalitaativselt erinevaid arengustaadiume. Tänu tajupildi tekke ja arengu mikrogeneesi (aktuaalgeneesi) suurele kiirusele - 0,1 kuni 0,25 sek - jääb see protsess teadvusele tabamatuks. Subjekti jaoks esindub tajupildis mikrogeneesi lõpptulemus - enam-vähem adekvaatne subjektiivne peegeldus objektiivsetest meeleorganitele mõjuvatest stiimulitest ühes tähenduse ja subjektiivse mõttega.

Mikrogeneesi iseloomustab terve rida seaduspärasusi, mis on üldtunnustatud erinevate koolkondade poolt. (1) Mikrogeneesi põhiseadus. Nikolai Lange, Heinz Werneri jt. töödest sai alguse traditsioon uurida mikrogeneesi tajupildis esindatava materjali diferentseerituse seisukohalt. Käesolevaks ajaks on tõestatud, et mikrogeneesi käigus areneb tajukujund suunaga üldiselt üksikule, diferentseeritule. See printsiip vastandub laialt levinud arvamusele, et tajukujund ehitatakse üles n.ö. detailidest - psühhofüüsilistest elementaartunnustest - selliselt, et detailide järjestikune lisandumine varem antud üksikutele fragmentidele viib lõpptulemusena tervikliku kujundi representatsioonile. Tegelikult esinduvad taju mikroevolutsioonis esimestel staadiumidel üldised proportsioonid, amorfne "figuur" eristatakse foonist. Hiljem toimub järk-järguline detailide sissetoomine tajupilti ja konfiguratsiooni elemen-

tide diferentseerumine. Ka eelteadvuslik tähenduse genees liigub suunaga üldiselt semantiliselt klassilt ja assotsiatiivsusest täpse mõiste omistamise ja konkreetse suunas.

(2) Globaalselt lokaalsele liikumise seadus. Laotustiheduseks nimetame nägemisnurga kraadile tulevate kontrastim muutuste hulka. Mikrogeneesi käigus esindub esimestes faasides madala laotustihedusega informatsioon ja lõppfaasides lisandub suure laotustihedusega informatsioon (printsip "mets enne puid").

(3) Multistabiilsuse seadus. Mikrogeneesi faasidel, mis eelnevad lõplikule adekvaatsele, võib tajukujund olla multistabiilne, võimaldades samadel tajutingimustel erinevaid variante. Tahhistokoopilises katses tajub katseisik samadel tingimustel näiteks kolmnurka kord ringina, kord rombina, kord ruuduna jne. Sellele staadiumile eelnevatel staadiumidel on aga tegemist amorfse "fosfeeni", "laigu" või teatud ulatusega "kogumi" tajumisega. Amorfsest ühikust lähtuva morfogeneesi käigus tajusüsteem justkui pakuks välja erinevad vormi variantid, mille hulgast selekteeritakse välja adekvaatne.

(4) Vormi "ökonoomia" ületamise printsip. Kontuurse vormi mikrogeneesis iseloomustab vormi algselt minimalne kontuuri pikkuse (vormi übermõõdu) suhe pindalasse ("sisekeskkonda"). Teisisõnu - kui me analoogia põhjal vaatleksime tajutavat vormi kui iseorganiseeruvat süsteemi oma energiareassurssidega, mis on tagatud sisekeskkonna protsesside poolt, siis kontuur oleks meediumiks, mis suhetab sisekeskkonna väliskeskkonnaga ja sel juhul saavutame maksimaalselt ökonoomse energeetilise režiimi just tingimusel, kui energiat keskkonda andva meediumi ulatuse suhe seda energiat akumul eeriva sisekeskkonna ulatusse on minimaalne. Samas aga tekib infovahetuse defitsiit, mida saab ületada vastupidise tendentsi abil, kui sise- ja väliskeskkonda eraldav piir (meie näites kontuur) on maksimaalse ulatuse ja liigendatusega. Kristian Holt-Hanseni katsetes on näidatud, et tajutava vormi mikrogeneesis objektiivselt liigendatud "ebaökonoomne" vorm esindub subjektiivsetes algstaadiumides "ökonoomsena" (ringina) ja järk-järgult saavutatakse tegelikule vastav pertseptiivse vormi (näit. tähe või kolmnurga) kvaliteet. Vaheastmete jaoks on siin "ümardatud" nurkadega vormid.

Teades seda, et taju mikrogeneesi ajas vahendavad suhteliselt suuremat neurobioloogilist energiat nõudvad mittespetsiifilise aktivatsiooni protsessid, võime öelda, et toimub omapärane sünergeetiline protsess, kus vormiteket vahendatakse spetsiifilise aferentse süsteemi poolt antud "aine" ja mittespetsiifilise aktivatsioonisüsteemi poolt antud "energia" interaktsiooni poolt.

(5) Kreatiivsed interaktsioonid. Juhul, kui vormi geneesis esindatav vorm on antud fragmentaarselt või lünklikult, on võimalikud sellised fragmentide interaktsioonid, mille tagajärjel tajukujundisse lisatakse teatud detailid ilma, et neid objektiivselt esindatud oleks. Selline loovus ehk kreatiivsus tajuaktis ilmneb reeglina siis, kui tajus loodud vorm on tõenäolisem kui objektiivselt esitatud vorm (näiteks illusoorsest kontuuridest moodustunud figuuride või näiva liikumise korral).

(6) Isomorfismi tasemete rida. Lev Vekkeri, Boriss Lomovi ja nende kolleegide poolt on välja toodud seaduspärasused, mille järgi mikrogeneesi võib vaadelda kui erinevat liiki isomorfismi tasemete läbimist. Eksperimentaalselt on näidatud, et esimeseks astmeks on topoloogiline isomorfism: üleminekul objektiivselt vormilt subjektiivsele säilivad kontuuri punktide naabrussuhted, kuid ei pruugi säilida kontuurikõveruse, joonte paralleelsuse jms. tunnused. Teiseks astmeks on projektiivne isomorfism: objektiivse vormi sirged detailid esinduvad subjektiivses kujundis sirgetena, kuid ei pruugi adekvaatselt esinduda paralleelsus, nurkade suurused, proportsioonid jms. Kolmandaks astmeks on afiinne isomorfism: üleminekul objektiivselt vormilt subjektiivsele säilib joonte paralleelsus. Neljas aste on sarnasusisomorfism: adekvaatselt esinduvad proportsioonid, detailide suhted, nurgad; ühesõnaga - adekvaatselt esindub vorm kui selline.

(7) Mikrogeneetilise rekapitulatsiooni hüpotees. Nikolai Lange, Heinz Werneri, Jason Browni, Paul MacLeani jt. töödest tuleneb traditsioon, mille arvamuse kohaselt iga üksik tajuakt kordab ülikiiresti läbi needsamad faasid, mida liikide arengus läbis loomade taju. Aju neuroanatomia ja lühiajalist taju protsesside füsioloogia andmed lubavad seda hüpoteesi



pidada küllaltki tõenäoliseks. Kõige kiiremini realiseeruvad primitiivsemate, fülogeneetiliselt vanemate struktuuride analüüsiprotsessid (nende "panus" tajusse), kõige aeglasemalt uuemate ajumoodustiste vahendatud protsessid (näiteks neokortikaalne abstraktse tähenduse analüüs, rääkimata keeruliste vormide kodeerimisest). Huvitav on seegi, et analoogiliselt käitumuslikule kõrgemate aju süsteemide (näit. eesaju koore) kontrollile madalamate (näit. nn. "reptiilse kompleksi" või limbilise süsteemi) üle - mis muuseas on toonud nii mõndagi kahetsusväärset inimese jaoks kui vaadelda kasvõi psühhosomaatiliste haiguste plahvatuslikku sagenemist - surub ka mikrogeneesis saavutatav lõplik tajupilt alla eelnevad "vaheastme tajud", takistades nende pääsu teadvusse. Üksnes eksperimentaalsete protseduuridega saame neid varjatud faase avada. Lundi ülikooli koolkond Gudmund Smithi ja Ulf Kraghi juhendamisel on väitnud, et eksperimentaalselt on võimalik avastada inimese prühhopatoloogiliste sümptomide ja isiksuse konfliktide põhjusi sel teel, et taastatakse "ebaküpse taju" faasidele omased tajuvormid, mis, lähtudes Lundi koolkonna ontogeneetilise ja mikrogeneetilise arengu rekapitulatiivsuse ideest, annavad informatsiooni indiviidi arengu kriitilistel perioodidel mõjunud keskkonna- ja sotsiaalsete faktorite kohta.

Lõpetuseks tuleb öelda, et autori arvates avab darvinistliku traditsiooni järgimine prühholoogia meetoditega nii bioloogia kui ka psühholoogia ees täiesti uued perspektiivid, kus nende teaduste lähenemine moodustamaks uut teadusala ei tohiks olla illusioon.

## TAIMEDE BAKTERSÕLMED

Urmas Sutrop

Erinevatest liikidest organismide kooselu on looduses laialt levinud. Sellise kooselu üheks ilminguks on taimede ja mikroorganismide assotsiatsioonid. Taimed ja mikroorganismid evolutsioneeruvad neis assotsiatsioonides vastastikusel toimel ja kromosoomiväliste geneetiliste elementide vahendusel. Assotsiatsioonide evolutsioneerumise võimalikke astmeid väljendavad järgnevad kohastumised:

1) taimedele spetsiifilise epifüütse või risosfääri mikrofloora kujunemine,

2) taimede epifüütse või risosfääri mikrofloora üleminek endofüütseks:

a) endofüütsete mikroorganismide populatsioonide kujunemine taimerakkude vaheruumides,

b) endotsütobioosi kujunemine,

3) taimede baktersõlmede teke uudikmoodustistena,

4) tsükliliste assotsiatsioonide kujunemine.

Taimede baktersõlmed on morfoloogiliselt eristatavad, ruumiliselt kindlal viisil korraldatud moodustised, mis on ümbritsevatest taimekudedest selgesti piiristunud. Baktersõlmede mingil arenguetapil asustavad neid obligaatse komponendina mikroorganismid.

Kui sarnasuse alusel võib kõiki taimede baktersõlmi käsitleda orgaanilise vormi (ruumilise struktuuri) ühe tüübina, siis nende klassifitseerimiseks teatud tunnuste võrduse alusel on mitu võimalust.

### Taimede baktersõlmi saab eristada ...

1. ...neid asustavate mikroorganismide rühma alusel.

1.1. Baktersõlmedes asuvad pärisbakterid (Eubacteria).

Näiteks: liblikõieliste juuremügarad, taimekasvaja (crown gall), lehesõlmed taimeperekondades Ardisia, Pavetta, Psychotria, Tricalysia.

- 1.2. Baktersõlmedes asuvad tsüanobakterid (Cyanobacteria).  
Näiteks: juuremügarad Cycas - Nostoc assotsiatsioonis, lehesõlmed Gunnera - Nostoc ja Azolla - Anabaena assotsiatsioonides.
- 1.3. Baktersõlmedes asuvad aktinomütseedid (Actinomycetes).  
Näiteks: juuremügarad mitmetel puudel ja põõsastel, mida asustavad perekond Frankia liigid.
2. ...mikroorganismide paiknemise alusel baktersõlmedes.
  - 2.1. Mikroorganismid asustavad taimerakkude vaheruume.  
Näiteks: Ardisia, Pavetta, Psychotria, Tricalysia lehesõlmed, juuremügarad Cycas - Nostoc assotsiatsioonis.
  - 2.2. Mikroorganismid paiknevad taimerakkude siseselt - endotsüütobioos.  
Näiteks: juuremügarad liblikõielistel ja perekond Frankia poolt asustatud taimelehtedel.
3. ...baktersõlmede lokaliseerumise alusel taimes.
  - 3.1. Baktersõlmed paiknevad risosfääris.  
Näiteks: kõik juuremügarad.
  - 3.2. Baktersõlmed paiknevad taimelehtedel.  
Näiteks: kõik lehesõlmed.
  - 3.3. Baktersõlmed lokaliseeruvad teistes taimeorganites.  
Näiteks: ei ole leitud.
  - 3.4. Baktersõlmedel puudub kindel lokaliseerumise piirkond.  
Näiteks: taimekasvaja, in vitro kasvuainetega tekitatud ebasõlmed (pseudonodules).
4. ...mikroorganismide taime tungimise viisi alusel.
  - 4.1. Mikroorganismid satuvad taime passiivselt.  
Näiteks: taimekasvaja, virulentsed Agrobacterium tüved satuvad taime siirutajate vahendusel.
  - 4.2. Mikroorganismid tungivad taime aktiivselt.  
Näiteks: selle kohta leidub tõestusmaterjali mügarbakterite (Rhizobium) tungimisest liblikõieliste juurekarvadesse, mille järel moodustuvad juuremügarad.
5. ...baktersõlmede esinemise aja alusel taime ontogeneesis.
  - 5.1. Mikroorganismid nakatavad taime igas põlvkonnas uuesti

a) fakultatiivsed atsüklilised assotsiatsioonid.

Näiteks: enamused bakterisõlmid.

b) obligaatsete atsüklilised assotsiatsioonid.

Näiteks: ei ole leitud.

5.2. Mikroorganismid, olles kord taime tunginud, ei lahku sellest enam kunagi ning kanduvad järgmistesse taimepõlvkondadesse seemnetega.

a) fakultatiivsed tsüklilised assotsiatsioonid.

Näiteks: ei ole leitud.

b) obligaatsete tsüklilised assotsiatsioonid.

Näiteks: Ardisia, Pavetta, Psychotria, Tricalysia  
lehesõlmed.

6. ...mikroorganismide esinemise aja alusel bakterisõlmes.

6.1. Mikroorganismid esinevad bakterisõlmes kogu selle arengu vältel.

Näiteks: kõik juuremügarad ja lehesõlmed.

6.2. Mikroorganismid esinevad bakterisõlmes selle kujunemise algstaadiumis.

Näiteks: taimekasvavad.

6.3. Mikroorganismid esinevad väljakujunenud bakterisõlmedes, kuid selle kujunemise algstaadiumis puuduvad.

Näiteks: ei ole leitud.

6.4. Bakterisõlmedes ei esine mikroorganisme, tegemist on ebasõlmedega.

Näiteks: in vitro kasvuainetega tekitatud ebasõlmed.

Tinglikult võib taimede bakterisõlmed jagada juuremügarateks, lehesõlmedeks ja taimekasvajakateks. Bakterisõlmede tsütoarhitektuuride kujunemisel on määrava tähtsusega mikroorganismide paiknemine kas taimerakkude siseselt või vaheruumides.

Taimede bakterisõlmed on radiaalsümmeetrilise ehitusega. Bakterisõlmed koosnevad katetest ja funktsionaalsest osast, mis sisaldab mikroorganisme. Katted (juhtkimbu elemendid, sklerenhiümsetest rakkudest tupp ja parenhiümsetest rakkudest tupp) eraldavad bakterisõlme funktsionaalset osa ümbritsevatest taimekudedest.

Juhul kui mikroorganismid paiknevad taimerakkude vaheruumides läheneb bakterisõlme funktsionaalse osa (elusatest taimerakkudest võrkja toesega ruumiliselt jaotatud baktermass) sümmeetrilise sfäärilisele.

Mikroorganismide paiknemise korral taimerakkude siseselt on bakterisõlme funktsionaalse osa (ükssteisele järgnevad meristeempiirkond, kus toimub taimerakkude paljunemine, piirkond kus mikroorganismid ümbritsetakse peribakteroid-membraaniga ning bakteroidpiirkond (symbiotic area)) mittesfäärilise üheteljelise radiaalsümmeetrilise ehitusega.

Bakterisõlmede tsütoarhitektoonika kujunemine on seotud bakteriaalsete kasvuainete (tsütokiniinid, auksiinid) toimega taimedele. Selle üheks toetuseks on ebasõlmede teke taimedel in vitro neile välise kasvuainete lisamisega. Siinjuures ei ole oluline, kas need kasvuained sünteesitakse bakterirakkudes või kannavad bakterirakud geneetilise informatsiooni kasvuainete sünteesiks plasmiididega üle taimerakkudele.

Lugeja leiab kasutatud mõistete ja toodud näidete põhjalikuma käsitlemise artiklist "Taimede ja mikroorganismide suhted" /2/.

Lõpuks on kasulik meenutada ühte Clas Bjerkanderi mõtet aastast 1773 /1/.

"Taimi tunda, nende raviomadusi ja kodumajanduslikku kasulikkust teada, see on üks aadellik ja mõnus teadus. Nende abielu, õist und, kokkutõmbumist ja avanemist vaadelda on meeldiv; seejuures märgata kuidas veepiisad võrratult lehtedel asetsevad, see tekitab tähelepanelikus pealtvaatajas hämmastuse Looja lõputu tarkuse üle."

1. Bjerkander. C. (1780) Bemerkungen über die Ausdünstung der Pflanzen und die Ordnung mit sie an derstelben Blättern sitzt. - Der Königl. Schwedischen Akademie der Wissenschaften Abhandlungen, auf das Jahr 1773. Bd. 35, p. 66-70.

2. Sutrop. U. (1984) Taimede ja mikroorganismide suhted. - Rm-s: Teooria ja mudelid eluteaduses. Tartu, trükkis.



# TAIMEDE MORFOGENEESI MODELLEERIMISEST IN VITRO

H. Kallak

Orgaanilise vormi kujunemise viiside, mehhanismide ja mõjutegurite selgitamine kuulub nüüdisbioloogia suurprobleemide ringi. Üheks arvestatavamaks mudelsüsteemiks morfogeneesi uurimisel on saanud taimsed koekultuurid, millel on mitmeid eeliseid teiste mudelsüsteemide ees. Elukõige väärib märkimist asjaolu, et taimedelt eraldatud koetükid ja rakud võivad sobivates tingimustes areneda uuteks taimeisenditeks. Katseklaasitaimi ei loeta enam eriliseks uudiseks ei teaduse vallas ega ka praktilises taimekasvatuses. Uurimise seisukohalt oluliseks eeliseks on ka morfogeneesi katsetingimuste (söötme koostise, temperatuuri, niiskuse, valguse jt.) kontrollitavus ja reguleeritavus koekultuurides.

Taimekoekultuuride abil püütakse saada selgust sellistes olulistest küsimustes nagu diferentseerumise olemus, dediferentseerumise ja rediferentseerumise mehhanismid, geneetiliste ja epigeneetiliste tegurite vahekord morfogeneesi määramisel. Erilist huvi pakub morfogeneesi sisemise programmeerituse probleem. Kui suur osa sellest programmeeritusest rakkude sees, kui palju läheb rakkudevaheliste interaktsioonide arvele, kui suurt osa etendavad in vitro organogeneesis lähteraku (-koe) omadused või "emataime minevik"?

Loodusnähtuste tundmaõppimisel on inimesed enamasti lähtunud põhimõttest, kuidas vastavaid teadmisi oma huvides ära kasutada. Morfogeneesi mehhanismide selgitamisel peetakse eelkõige silmas arenguteede ümberprogrammeerimise võimalusi. Vähema praktilise tähtsusega ei ole ka sekkumine morfogeneetiliste potentside (programmide) realiseerumisse vastavate tingimuste muutmise kaudu. Nii geneetilise arengu programmi muutmise kui ka selle valikulise realiseerimise osas pakuvad taimsed mudelsüsteemid loomsetega võrreldes vaieldamatult suuremaid võimalusi. On ju taimorganismid loomadega võrreldes tunduvalt "avatumad" süsteemid. Universaalselt toitumisviisi (fotosünteesi) ja üldist liikumatust ning nendega seostuvat vähest morfoloogilist diferentseeritust kompenseerib taimedel avar reaktsioonidespekter ning üksik-

osade (organite, rakkude) suhteline autonoomsus hulkraksete loomorganismidega võrreldes. Taimerakkude reaktsioonid nii sise- kui välismõjutustele ei ole määratud sedavõrd rangelt ja pöördumatult kui loomarakkudel. Veel enamgi, taimede geneetiline süsteem allub ulatuslikule muutumisele ontogeneesis. Viimasest annavad tunnistust polüteenkromosoomid aktiivselt funktsioneeruvates rakkudes, samuti kromosoomiarvu kordistumised diferentseerunud kudedes. Üksnes loote lähterakud ning algkoed (tipumeristeem, kambium jt.) ning nende vahetud jagunemisproduktid säilitavad tavaliselt liigiomase põhikarüotüübi. Ei saa jätta nimetamata tõsiasja, et teatud juhtudel toimub ka intaktsetes taimedes rakkude "ümberhäälestamine" somaatiliselt teelt generatiivsele teele. Näiteks võivad looted areneda nutsellirakkudest.

Üldiselt arvatakse, et enamik taimerakke on totipotent- sed, s.t. võimelised käituma sügootidena. Kõik taimeteadlased seda seisukohta siiski ei jaga ning ka senised katsed veel ei kinnita. Küll võib aga väita, et organogenees nii in vivo kui in vitro eeldab embrüogeenselt determineeritud rakke, mis on võimelised ehk "kompetentsed" reageerima vastavatele morfogeneetilistele signaalidele. Küsimus on selles, kuidas ära tunda kompetentseid rakke ning mida kujutavad endast morfo- geneetilised signaalid.

Katsed taimekoekultuuridega on näidanud, et mitte kõikidel liikidel ei suudeta indutseerida morfogeneesi in vitro ning et ka sama liigi isendite koed ja rakud erinevad üksteisest oma morfogeneetilistelt potentsidelt. Sõltuvalt läh- tematerjali ehk eksplantaadi iseärasustest eristatakse tai- medel koekultuuri tingimustes otsest ja vahendatud morfo- geneesi (Kohlenbach, 1977; Evans et al., 1981). Otsene morfo- genees saab alguse embrüogeenselt determineeritud looterak- kudest või vähesel diferentseeritusega algkoerakkudest, vahen- datud morfogenees toimub diferentseeritud koerakkude redi- ferentseerumise kaudu. Vahendatud morfogeneesi eelduseks on mitootilise aktiivsuse taastumine eksplantaadi rakkudes. Siia- ni puudub ühene seisukoht raku jagunemise vallandava teguri suhtes: on selleks eksplantaadirakkude isoleerimine intaktse taime reguleerivast toimest (Stewardi koolkond) või kultuu-

ritingimuste (eelkõige kasvuregulaatorite) indutseeriv mõju (Skoogi ja Milleri koolkond).

Rakujagunemiste tagajärjel moodustub eksplantaadil kal-luse nime all tuntud vähediferentseerunud rakumass, mida võib eraldada ja kestvalt kultuuris kasvatada. Rakujagunemised iseendast ei taga veel morfogeneesi alustuseks vajalikku de-diferentseerumist. Peavad toimuma mingisugused spetsiifilised rakujagunemised, mis viivad meristeemtüüpi rakkude tek-kele. Ei ole selge, mis viisil ja millistel asjaoludel oman-davad üksikud kallusrakud morfogeneetilise kompetentsuse, se-da isegi pärast aastatepikkust kasvatamist kallusmassina. Raske on selgitada redeterminatsiooni algetappe ning vasta-vate tegurite toimeaega. Põhiliselt piirduakse selliste markeritega nagu DNA süntees, rakujagunemine, tärglase kogu-nemine ja juhtkoelementide teke.

Morfogeneesimehhanismide ja mõjutegurite seisukohalt pakub erilist huvi asjaolu, et in vitro morfogeneesi pro-gramm võib realiseeruda erinevas ulatuses ning mitmesuguste anomaaliatega. Täies ulatuses ning in vivo morfogeneesile väga sarnaselt realiseerub see nn. somaatilise embrüogeneesi puhul. Mõni parenhüüm tüüpi kallusrakk hakkab jagunema ning moodustub globulaarne embrüoid, mille edasine arengukäik meenutab vägagi normaalse embrüo arengut. Esimesed somaati-lised embrüod õnnestus koekultuuris saada Reinertil 1959. aastal (Kohlenbach, 1977). Ent somaatilist embrüogeneesi esineb harva ning raske on tabada selle algjärke. Sagedamini realiseerub morfogenees in vitro nn. adventiivorganogeneesi kujul: meristeemkolletest arenevad võsupungad või juurealg-med. Sõltuvalt tingimustest võibki morfogenees piirduda üks-nes võsude tekkega või rasisogeneesiga. Ka võivad nii võsud kui juurealgmed areneda samas kalluskultuuris, kuid jääda juhtkoelega ühendamata. Sageli moodustuvad anomaalse kujuga struktuurid, varieeruda võib ka karüotüüp.

Morfogeneesipotentside erimäärane realiseerumine in vit-ro, samuti katseklaasitaimede geneetiline ja morfoloogiline muutlikkus on suunanud teadlaste tähelepanu teguritele, mil-lest sõltub orgaanilise vormi kujunemine taimekoekultuurides. Need tegurid (nn. morfogeenid) võib jagada kolme rühma:

1) eksplantaadi iseärasused, 2) kalluse omadused, 3) kultiveerimistingimused.

Eksplantaadi roll morfogeneesi programmi realiseerumises määratakse tema kuulumisega ühe või teise taimeliigi ja koetüübi koostisesse. Ulatusliku regeneratsioonivõimega ja plastilise morfogeneesiprogrammiga liikide (nagu tubakas ja porgand) kõrval tuntakse hulgaliselt liike (näiteks kõrreliste hulgas), millel on olnud raske (või siiani võimatu) indutseerida morfogeneesi in vitro. Genotüübiliselt määratud regeneratsioonivõime võib varieeruda ka sama liigi isenditel. Lähtekudede vanuse ja diferentseeritusastme mõjust eksplantaadi käitumisele kultuuris kirjutavad mitmed autorid (Litz, Canover, 1980; Хвилковская, 1982).

Kalluse morfogeneesipotentside avaldumist seostatakse eelkõige kalluskultuuri vanusega ja karüotüübiga. Väidetakse, et kalluskultuuri vananemisel suureneb rakkudes mitmesuguste karüotüübianomaaliatega hulk ning see viib morfogeneesivõime järkjärgulisele kadumisele (Gould, 1978; Litz, Canover, 1980; Jelaska et al., 1981; Heyser, Nabors, 1982; Хвилковская, 1982). Kõige varem kaob somaatilise embrüogeneesi võime, edasi võsupungade ja juurealgmete moodustamise võime ning kõige lõpuks ka rakudiferentseerumine trahheiidide näol. Üksikudel juhtudel säilib morfogeneesivõime 3-9 aasta vanuses kalluses (Stavarek et al., 1980; Tewes et al., 1982; Каллак, 1983). Tubaka kallusel on suudetud indutseerida organogeneesi isegi 17 aasta vanuses kultuuris (Traynor, Flashman, 1981). Niisugustel juhtudel realiseerub morfogenees ainult osaliselt (üksikute organitena) ja enamasti anomaalsel kujul.

Kultiveerimistingimustest on kõige suuremat tähelepanu osutatud söötme koostisele, eelkõige kasvuregulaatorite sisaldusele. Skoogi ja Milleri (1957) hüpotees auksiini ja tsütokiniini vahekorra mõjust võsupungade ja juurealgmete moodustumisele kalluses on leidnud paljudel juhtudel kinnitust. Auksiini ülekaal soodustab juurte teket, tsütokiniini ülekaal - võsupungade arengut (Oswald et al., 1977; Fosket, 1979; Litz, Canover, 1980; Stavarek et al., 1980; Traynor, Flashman, 1981; Rücker, 1982; Дмитриева, 1981).

Vaatamata eksogeensete kasvuregulaatorite ilmsele mõju-



le võtab üha enam maad veendumus, et nad ei ole in vitro morfogeneesi määravad tegurid, vaid kuuluvad morfogeneetiliste signaalide hulka. Määravaks tuleb pidada ikkagi rakkude predetermineeritust, võimet reageerida morfogeneetilistele signaalidele. Viimast kinnitab kas või seegi fakt, et naatiivseid kasvuregulaatoreid (IAA, zeatiin) võib asendada sünteetilisestega (NAA, BAP, kinetiin jt.). Meie katsed näitavad, et morfogeneesi algse vallandaja osa võib etendada isegi herbitsiidina tuntud maleiinhapnehüdrasiid.

Kokkuvõtteks võib nõustuda Thorpe'i ja Biondi (1981) seisukohaga, et oleme õppinud manipuleerima koekultuuri tingimustega, kuid jääme veel kaugele organogeneesiprotsesside regulatsiooni mõistmisest. Senised andmed kinnitavad, et regulatsioonimehhanismid toimivad nii molekulaarsel, rakulisel, rakkudevahelisel kui ka rakkudevälisel tasandil. Morfogeneesialaseid uurimusi hõlbustaks olemasolevatest ideaalsema katsesüsteemi leidmine. Selline süsteem peaks tagama lähterakkude sünkroonse dediferentseerumise ja sellele järgneva rediferentseerumise, peaks võimaldama nimetatud protsesside jälgimist ka biokeemilise analüüsiga ning seda kõike võimalikult lühikese aja vältel.

#### Kirjandus

1. Evans, D.A., Sharp, W.R., Flick, C.E. (1981). In: Plant Tissue Culture. Methods and Application in Agriculture. Ed. T.A. Trevor, NY e.a., pp. 45-113.
2. Fosket, D.E. (1979). In: Plant Growth Substances. Ed. F. Skoog, Berlin e.a., pp. 362-369.
3. Gould, A.R. (1978). Protoplasma, 97, 125-135.
4. Heyser, J.W., Nabors, M.W. (1982). Z. Pflanzenphysiol., 107, 153-160.
5. Jelaska, S., Pevalek, B., Papes, D., Devidé, Z. (1981). Protoplasma, 105, 285-292.
6. Kohlenbach, H.W. (1977). In: Plant Tissue Culture and Its Bio-Technological Application. Ed. W. Barz et al., Berlin e.a., pp. 355-365.
7. Litz, R.E., Canover, R.A. (1980). HortScience, 15, 735.



8. Oswald, T.H., Smith, A.E., Phillipe, D.V. (1977). *Physiol. Plant.*, 39, 129-134.
9. Rücker, W. (1982). *Z. Pflanzenphysiol.*, 107, 141-151.
10. Skoog, F., Miller, C.O. (1957). In: *The Biological Action of Growth Substances. Symp. Soc. Exp. Biol.*, 11, 119-131.
11. Stavarek, S.J., Croughan, T.P., Rains, D.W. (1980). *Plant Science Letters*, 19, 253-261.
12. Tewes, A., Wappler, A. et al. (1982). *Z. Pflanzenphysiologie*, 106, 311-324.
13. Thorpe, T.A., Biondi, S. (1981). In: *Advances in Cell Culture*. Vol. 1. Ed. K. Maramorosch, NY e.a., pp.213-239.
14. Traynor, P.L., Flashman, S.M. (1981). *Theor. Appl. Genet.*, 60, 31-36.
15. Дмитриева Н.Н. (1981). В: *Культура клеток растений*. Ред. Р.Г. Бутенко, М., "Наука", с.113-123.
16. Каллак Х.Х. (1983). В: *Культура клеток растений и биотехнология*. Кишинев, 106.
17. Хвилковская Б. (1982). *Цитол. и генет.*, 16, 49-55.

LEHTEDE FENOTÜÜPILIST MUUTLIKKUST PÕHJENDAVID  
MORFOGENEESI KONTSEPTSIOONID

Jane Frey

Pungas oleva lehealgme kujunemisel leheks toimub alati kaks põhilist bioloogilist protsessi:

1) lehealgme rakkude jagunemine (mitoos e. karüokinees ja tsütokinees),

2) rakkude venituskasv e. vakuoliseerimine (ka nn. ekspansiivne kasv).

Vaadelgem alljärgnevalt, kuidas nende kahe protsessi kulgemise käigus võivad tekkida kasvu ja arengu erinevused lehe kolmes põhikoes - epidermis, palissaad- ning kobekoes ja kuidas need muutused lõppkokkuvõttes avalduvad lehe morfoloogiliste tunnuste varieeruvusena.

Nimetatud kaks protsessi kulgevad eri kudedes kindlas ajalisel järjekorras. Rakud alustavad jagunemist kõige enne epidermis, siis kobekoes ja lõpuks palissaadkoes. Rakude ekspansiivne kasv algab samas järjekorras, kuid võib kesta kõige kauem epidermis, mille rakkude arv on, võrreldes teiste kudedega, määratud lehealgme arengu varajasematel etappidel. Kirjeldataud muster kehtib kõigi liikide kohta ja on uurijate poolt üksemeeles tunnustatud (Avery, 1933, Foster, 1936; Jones, 1956; Sunderland, 1960; Milthroe, Newton, 1963; Denne, 1966, Öcay, 1969, Cutter, 1971, Maksimovič, 1973, Greulach, 1976).

Lehealgme rakkude jagunemist ja venituskasvu iseloomustavad rakkude arv ja suurus. Samal ajal iseloomustavad need kaks protsessi ka lehe arengu erinevaid järke - embrüonaalset (pungas) ja postembrüonaalset (lehe puhkemine) arengut.

Uurijate hulgas on siiani lahkarvamust tekitanud probleem, kuidas oleneb lehe lõplik suurus (lehe pindala) morfogeneesist ja kuidas ning millised väliskeskkonna tegurid mõjutavad lehe lõpliku suuruse ja kuju parameetreid.

### Lehtede morfogeneesi erinevad kontseptsioonid

Varasema arusaama kohaselt on lehe pindala ja anatoomilise struktuuri väljakujunemisel oluline koht epidermi rakkude venituskasvu kestvusel (Ashby, Wangermann, 1950, 1969;). Näiteks Grulach'i (1976) ja Evans'i (1972) järgi toimub valgus- ja varjulehtede erinevuste kujunemine järgmise skeemi kohaselt. Varjulehtede epidermi rakkude kestvam kasv viib: 1) epidermi rakkude suurenemisele ja kogu mesofüllilise koe hõrenemisele, s.o. valguslehtedega võrreldes samasuguse struktuuri hõredam paigutumine laiemale pinnale (Evans, 1972);

- 2) suurte intertsellulaaride tekkele mesofüllilise koe koe;
- 3) palisada koe epidermipoolsete rakkude läbilõike pindala suurenemisele (lehterjad rakud).

Valguslehtede puhul tingib epidermi rakkude kasvu varajase lõpetamine mesofüllilise kompaktsuse: 1) sammaskoe rakkude asetumise tihedasti üksteise kõrval;

- 2) intertsellulaaride väikeseks jäämise.

Toodud käsitlemisega on kooskõlas valgus- ja varjulehtede faktilise kasvu uurijate tulemused - üksmeelselt järeldatakse, et valguslehe kasv on kiire ja varjulehe kasv aeglane (Hanson, 1917; Watson, 1942; Anderson, 1955; Njoku, 1956). Sama järeldub ka kserofüüdi ja mesofüüdi lehe morfogeneesi võrdlusest (Васильевская, 1954).

Seega osutub lehe pindala väljakujunemisel otsustavaks see tegur, mis pidurdab epidermi rakkude venituskasvu. Et venituskasv kujutab endast lehe postembrüonaalset arengut, siis saavad seda reguleerida pärast punga puhkemist toimivad ökoloogilised tegurid.

Osa uurijaid seab eeltoodud morfogeneesi skeemi kahtluse alla, väites, et epidermi rakkude olukord ei peegelda kogu lehe anatoomilist struktuuri (Sunderland, 1960) ja lehe lõpliku suuruse ja kuju määramisel on olulisem rakkude arv kui nende ruumala (Gutter, 1971; Milthroe, Newton, 1963). Et rakkude arv sõltub rakkude jagunemisest, siis on vaja silmas pidada 1) jagunemiste kiirust ja 2) lehe arengu

etappi, mil antud koe põhilised jagunemised toimuvad.

Valguslehtedel on reeglina rakke rohkem kui varjulehtedel, seega valgus stimuleerib rakkude, eriti aga palissaadkoe rakkude jagunemist. Eriuurimused näitavad, et palissaadkoe rakkude jagunemised toimuvad pärast punga puhkemist. Näiteks tubakal moodustub 99% palissaadi rakkudest pärast punga puhkemist (Avery, 1933), enamusel taimedest on see protsent vahemikus 70-98 (Milthrope, Newton, 1963). Nendest faktidest lähtudes on väga paljud uurijad järeldanud, et punga puhkemisaegsetel keskkonnatingimustel, eelkõige aga kiirguse intensiivsusel, on oluline osa lehe lõpliku suuruse ja kuju määramisel (Avery, 1933; Hughes, 1959; Sunderland, 1966).

Nimetatud, väga laialt levinud järeldus ei ole päris õige. Milthrope ja Newtoni (1963) poolt tõestati, et lehe lõpliku suuruse ja kuju määramisel on oluline rakkude jagunemiste kiiruse determineerimine kiirguse intensiivsuse poolt lehe arengu enbrüonaalses staadiumis.

Võib tekkida küsimus, miks sellise, tundub, et lihtsa asja kindlakstegemisel on nii palju eksitud. Enamus lehe morfogeneesi uurijaid kasutab objektina üheaastasi taimi, nende lehe primordia kasvab vaid ühel teatud sesoonil. Teisiti on lugu puutaimede lehe kujunemisega - nende lehealgmed moodustuvad üks aasta enne punga puhkemist ja püsivad aktiivseina pea terve eelmise vegetatsiooniperioodi. Alates Nordhauseni (1903) töödest on teada, et puude valgusja varjulehed on determineeritud juba pungades. Puu võra varjutingimustes arenenud pungade mõjutamine täisvalgusega ei muuda puhkevaid lehti veel valguslehtedeks. Seega, mida pikaealisem on taim, seda varasem on arengu determineeritus.

Kokkuvõtteks võiks järeldada, et eeltoodud kaks lehe morfogeneesi käsitlust ei välista teineteist, kuna nad lähtuvad morfogeneesi kahest erinevast protsessist: rakualgmete arvu ja rakkude jagunemise kiiruse ning raku venituskasvu determineerimisest. Väliskeskkond toimib morfogeneesi

sile kõigil selle erinevatel etappidel - valgusinduktiivne rakkude jagunemine embrüonaalsel etapil, venituskasvu pidurdamine, mis seostub koe küpsemisega, postembrüonaalsel etapil.

### Lehtede morfogeneesi sõltuvus valgusest

Vaadeldes järgnevalt, kuidas lehe morfogeneesis rakkude jagunemine ja venituskasv sõltuvad valguse intensiivsusest.

Valguse positiivne mõju lehealgme rakkude jagunemisele on näha juba valgus- ja varjulehtede ristlõikudelt, täpsema vastuse saab anda varjutuskatsete tulemuste analüüsi põhjal. J.L. Tselnikeri (Цельникер, 1973) andmetel toimib valgus vahtra lehe palissaadi rakkude arvule punga arengu varastel etappidel. Pungade varjutamine aprillis vähendas palissaadikoe rakkude arvu (ei mõjutanud aga epidermi rakkude jagunemisi) ja muutis palissaadrakkude silinderjat kuju. Mai alguse varjutamine vähendas ainult palissaadrakkude silindri kõrgust - 2,5 korda. Valgus- ja varjutingimuste mõju iseloomustavaks näitajaks lehe anatoomilisele ehitusele sobib ühe epidermi raku kohta vastav palissaadrakkude arv. Lehtpuude varjulehtedel on see 1,5-2,0; valguslehtedel 5,9-8,7 (Цельникер, 1978). Siinkohal jääb lahtiseks küsimus, kas valguse mõju epidermi rakkude jagunemisele tegelikkuses aset leiab või mitte. Kirjanduses sellekohased viited puuduvad, küll on aga näiteks epidermi rakkude arv kuuse valguskroonis kasvanud okastel suurem kui varjukrooni okastel. Arvuline erinevus ulatub vähemalt 1,4 korda valgusokaste kasuks (Байбалетова и др., 1976).

Tuginedes kirjanduse andmetele saab väita, et punga varases arengustaadiumis suurendab valguse kõrgem intensiivsus rakkude jagunemist. Seda valguse mõju rakkude jagunemisele loetakse kõrge energiaga fotomorfogeneetiliseks reaktsiooniks (Кефели, 1978). Kõrge energiaga fotomorfogeneetiliste reaktsioonide puhul peetakse fotoretseptoriks fütokroome (Mancinelli, Robino, 1978, Marme, 1977), et aga nende reaktsioonide puhul on aktiivne ka spektri sinine osa, siis või-



vad retseptoriteks olla veel karotinoidid ja flaviinid. Et tegemist on mitoosi indutseerimisega, siis peab valgus mõjustama rakutuuma, sellise tähtsa funktsiooni vahendamist omistatakse tavaliselt fütokroomile (Mohr, 1972; Briggs, Rice, 1972). Tselnikeri arvates ei sobi flaviinid nimetatud reaktsiooni retseptoriteks, sest valgusinduktiivne jagunemine toimub vaid kloroplaste (ka viimased võivad kõrge energia toimet jaguneda, kuid morfogeneesi postembrüonaalses staadiumis) sisalduvate rakkude juures, flaviinide põhiosa asub aga epidermi rakumahas. Lehe ontogeneesi varastel etappidel sisaldavad kloroplastid rohkesti karotinoide ja klorofülle - neid kahte pigmentide rühma peabki Tselniker palissaadkoe rakkude fotoinduktiivse jagunemise reaktsiooni potentsiaalseteks retseptoriteks (Цельникер, 1978).

Lehealgme kudede venituskasvu seos valguse erinevustega on huvipakkuv just epidermi rakkude osas, sest protsess kestab seal võrreldes teiste kudedega kauem ja keskkonna mõju on epidermi rakkudele kõige vahetum. Samal ajal on palissaadkoe venituskasvu sõltuvus valgusest kõige spetsiifilisem.

Täisvalguses toimub palissaadkoe rakkude venitumine silindri kujuliseks, varjus venituvad nad kas isodiaameetriliseks või iseloomulikeks lehterja otsaga rakkudeks. Raku tasemel oleneb venituskasvu suund embrüonaalse raku primaarmembraani tselluloosi mikrofibrillide asetusest - kui need asetuvad paralleelselt, siis venitub rakk silinderjaks (valguslehe palissaadrakk) kui mikrofibrillid asetuvad eba korrapäraselt, venitub rakk igas suunas ühtlaselt - tulemuseks isodiaameetiline rakk (Фрей-Висслинг, Молеталер, 1968). Venituskasvu ei saa võtta sõna-sõnalt, see on keeruline ja suhteliselt pikaajane protsess, kus rakkude seinad mitte üksnes ei venitu turgoorse jõu mõjul, vaid samaaegselt toimub ka rakuseinte materjali pidev süntees. Arvatakse, et see süntees on seotud valgusinduktiivsete, kasvu limiteerivate proteiinide sünteesiga (Davis, 1973; Полевой, Саламатова, 1977).

Teiselt poolt määrab venituskasvu kestvus ja intensiiv-

sus raku lõpliku ruumala. Tselnikeri (1978) andmetel sõltus lehe epidermi rakkude ruumala kiirguse intensiivsusest: maksimaalväärtused (ca 8% täisvalgusest) erinesid minimaalväärtustest (alates 50% täisvalgusest) kuni kaheksa korda. Samal ajal mesofüllli rakkude ruumala suurenes sujuvalt (ca viis korda) tõstes valguse intensiivsust kuni 50-ne protsendini täisvalgusest, edasine valguse intensiivsuse tõus mesofüllli rakkude ruumala ei muutnud. Neist andmeist nähtub valguse nn. kasvu pidurdav toime. Seda seostatakse raku venituskasvu lõppemisega, rakuseinte paksenemisega, tihti puitumisega.

Tuginedes sellealase kirjanduse seisukohtadele (Кефели, 1972, 1975), võiks arvata, et venituskasv on fotoregulatiivne. Raku venituskasvu seostatakse kasvuhormoon auksiini aktiivsusega (Полевой, Саламатова, 1977). Venituskasvu regulatsioon toimub hormooni aktiivsuse inhibeerimise kaudu ning aktiivseks agendiks on siin inhibeeriv aine. Arvatakse, et just inhibiitori süntees on fotoregulatiivne (Кефели, 1975).

Kokkuvõte: lehtede morfogeneesist lähtuva fenotüüpilise muutlikkuse põhimõttelised kombinatsioonid seoses erinevate ökoloogiliste tingimustega

Nagu eelnevast nähtub, sõltub lehe morfogenees väliskeskkonna tingimustest. Alljärgnevalt on esitatud kirjandusest võetud morfogeneesi kvalitatiivsed sõltuvused ökoloogilistest tingimustest.

1. Lehealgme arengu algfaasides soodustab kõrge valgus-intensiivsus lehealgme kõigi rakkude jagunemist (Sunderland, 1960; Newton, 1963; Miltrope, Newton, 1963; Целникер, 1973, 1978).

2. Mida suurem on lehealgme rakkude arv pungas, seda lühem on rakkude venituskasvu kestvus (Miltrope, Newton, 1963) ehk kõrge valgusintensiivsuse poolt indutseeritud lehealgme rakkude intensiivsemale jagunemisele järgneb lühike venituskasvu periood, mille tulemuseks on rakkude ruumala väiksemaks jäämine.

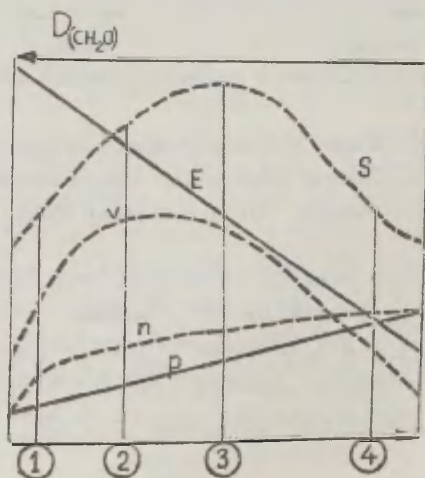
3. Kõrge valgusintensiivsuse soodustav mõju rakkude jagunemisele realiseerub vaid assimilaatide piisavuse korral (Watson, 1942; Newton, 1963; Milthroe, Newton, 1963; Cutter, 1971). Selle sõltuvuse näiteks on nn. juveniilne leht, mis on alati varju tüüpi, olenemata valgustingimustest. Põhjuseks arvatakse olevat assimilaatide defitsiit noorel taimel (Cutter, 1971).

4. Rakkude venituskasvu ulatus (raku ruumala) väheneb assimilaatide defitsiidi korral. Kõige tundlikumad on meso-füllli rakud (Watson, 1942; Allsopp, 1954; Milthroe, Newton, 1963; Cutter, 1971).

5. Kõrge valgusintensiivsus vähendab rakkude venituskasvu ulatust (raku ruumala) (Milthroe, Newton, 1963; Цельникер, 1978).

6. Mineraalainete defitsiit võib vähendada rakkude venituskasvu ulatust (raku ruumala) (Newton, 1963).

Toodud sõltuvusi arvestades võib konstrueerida kvalitatiivse graafiku, kus ühelt poolt on näidatud morfogeneesi protsesside sõltuvus valgusintensiivsusest, teiselt poolt neist tulenevad lehe morfoloogiliste näitajate varieeruvus (joon. 1).



Joon. 1. Lehtede morfomeetriliste näitajate sõltuvus valgusintensiivsusest (I), vee defitsiidist ( $D_{H_2O}$ ), assimilaatide defitsiidist ( $D_{CH_2O}$ ). S - lehe pindala, n - rakkude arv, v - raku ruumala, p - lehe paksus, E - eripind (pindala ja massi suhe). 1,2,3,4 - lehtede erinevad morfoloogilised tüübid (vt. tekstist).

J,  $D_{H_2O}$

Joonisel on valguse intensiivsuse suhtes välja toodud neli lehe morfoloogiliste näitajate erinevat kombinatsiooni (1, 2, 3, 4):

1. Lehe pindala väike, lehe paksus väike, eripind suur, rakkude arv väike, rakkude ruumala väike - ekstreemsetes varjutingimustes kasvanud leht (tinglikult ka hügomorfse struktuuriga leht).

2. Lehe pindala keskmine, või suur, lehe paksus väike, eripind suur, rakkude arv keskmine, rakkude ruumala suur - tüüpiline varjuleht (ka nn. mesomorfse struktuuriga leht).

3. Lehe pindala suurim, lehe paksus keskmine, eripind keskmine, rakkude ruumala suur - optimaalsetes tingimustes kasvanud leht.

4. Lehe pindala väike, lehe paksus suur, rakkude arv suur, eripind väike, rakkude ruumala väike - tüüpiline valgusleht (ka nn. kseromorfse struktuuriga leht).

Toodud morfomeetrilised kombinatsioonid sisaldavad nii lehtede hügomorfse, mesomorfse kui ka kseromorfse struktuuri variandi. Jooniselt on näha, et valguse intensiivsus ja vee defitsiit mõjustavad lehe morfogeneesi samasuunaliselt, et aga valgusel on paljude tunnuste suhtes otsene morfogeneetiline toime, siis võiks arvata, et mesofüütide nn. kseromorfse struktuuriga lehed on pigem fotomorfseid.

#### Kasutatud kirjandus

1. Anderson Y.O. Seasonal development in sun and shade leaves. - Ecology, 1955, v.36, No.3, p.430-439.
2. Ashby E., Wangermann E. Studies in morphogenesis of leaves. IV. Further observations on area, cell size and cell number of leaves of *Ipomoea* in relation to their position on the shoot. - New. Phytol., 1950, v.49, p. 23-35.
3. Avery G.S. Structure and development of the tobacco leaf. - Amer. J. Bot., 1933, No.3, p.565-592.
4. Briggs W.R., Rice H.V. Phytochrome: chemical and physical properties and mechanism of action. - Ann. Rev. Plant Physiol., 1972, v.23, p.293-334.

5. Cutter E.G. Plant anatomy. Experiment and interpretation. Part 2. - London: Edward Arnold, 1971, p.1-343.
6. Davis P.I. Current theories on the model of action of auxin. - The Bot. Rev., 1973, v.39, No.2, p.139-172.
7. Denne M.P. Leaf development in Trifolium repens. - Bot. Gas., 1966, No.127, p.202-210.
8. Evans G.C. The quantitative analysis of plant growth. Studies in ecology. - Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1972, v.1, 472 p.
9. Foster A.S. Leaf differentiation in angiosperms. - The Bot. Rev. 1936, v.2, p.349-372.
10. Greulach V.A. Plant function and structure. - New York:
11. Hanson D.M. Leaf structure as related to environment. - Am. Jour. of Bot., 1917, v.4, No.9, p.533-560.
12. Hughes A.P. Effects of the environments on leaf development in Impatiens parviflora. - Dc. J. Linn. Soc. (Bot.), 1959, v.56, p.161-165.
13. Jones H. Morphological aspects of leaf expansion, especially in relation to change in leaf form. - In: The growth of leaves (Ed. Milthroe T.L.). London, 1956, p.93-106.
14. Mancinelli A.L., Robino I. The "high irradiance responses" of plant photomorphogenesis. - Bot. Rev., 1978, v.44, No.2, p.129-181.
15. Maksymowich R. Analysis of leaf development. - Cambridge, 1973, 243 p.
16. Marne D. Phytochrome: membrans as possible sites of primary action. - Ann. Rev. Plant Physiol., 1977, v.28, p.179-198.
17. Milthroe F.L., Newton P. Studies on the expansion of the leaf surface. III. - Jour. of Experiment. Bot., 1963, v.14, No.42, p.483-496.
18. Mohr H. Lecture on photomorphogenesis. - Berlin: Springer Verlag, 1972, 237 p.
19. Newton P. Studies on the expansion of the leaf surface.



- II. The influence of light intensity and daylength. - Jour. of Exp. Bot., 1963, v.14, No.42, p.458-482.
20. Njoku E. Studies in the morphogenesis of leaves. XI. The effect of light intensity on leaf shape in *Ipomea coerulea*. - The New Phytol., 1956, v. 55, No.1, p.91-111.
21. Nordhausen M. Über Sonnen- und Schattenblätter. - Berichte der Deutsch. Bot. Ges., 1903, Bd. 21, S.30-57.
22. Sunderland S. Gell division and expansion in the growth the leaf. - Jour. of Exp. Bot., 1960, v.11, No.31, p.68-80.
23. Watson R.W. Mechanism of elongation in palisade cells. - New Phytol., 1942, v.41, No.1-4, p.206-221.
24. Байбалетова С., Кожевникова М.Д. Анатомические особенности ели Шренка в разных частях географического ареала. - В сб: Экология и биология ельников Тянь-Шаня, Фрунзе, 1976, с. 113-142.
25. Василевская В.К. Развитие листьев у засухоустойчивых растений. - Ашхабад, 1954, с.142.
26. Кефели В.И. Функции фитогормонов и природных ингибиторов в вегетирующем растении. - В кн: Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М: Наука, 1974, с.93-135.
27. Кефели В.И. Действие света на рост и морфогенез высших растений. - В кн.: Фоторегуляция метаболизма и морфогенез растений. М.: Наука, 1975, с.209-228.
28. Полевой В.В., Саламатова Г.С. Растяжение клеток и функции ауксинов. - В кн.: Рост растений и природные регуляторы. М.: Наука, 1977, с.171-192.
29. Цельникер Ю.Д. Ритмы роста тканей, хлоропластов и детерминация признаков световой и теневой структуры листа у клена остролистого. - Физiol. Раст., 1973, т.20, вып.6, с.1182-1197.
30. Цельникер Ю.Д. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. - М.: Наука, 1978, 221 с.
31. Эсау К. Анатомия растений. - М.: Мир, 1969, 564 с.

## TAIME JUURE MORFOGENEESI MÕNINGAID ASPEKTE

Ülle Kollist

Orgaanilise vormi - organismi ruumilise struktuuri kui tervikliku ja hästiorganiseeritud süsteemi moodustumine kujutab endast sisemiste seoste kujunemist organismi üksik- osade vahel. Morfogeneesi uurimisel ongi üheks probleemiks nende sisemiste seoste mõistmine.

Taimede ontogeneesis - nende arenemisel idust teatud kuju ja suurusega täiskasvanud taimeks - toimub pidev kontroll kasvu üle. Kui kasv oleks kõigis osades ja suundades ühesugune, oleksid kõik organismid ümmargused. Elusolendite kuju suure mitmekesisuse tingib nende koostisosade erinev kasv kiirus ja suund, kusjuures rakud ja organismi erinevad osad ei arene sõltumatult, vaid üksteist omavahel mõjutades.

Taimedel jäävad kogu eluaja jooksul embrüonaalseks meristeempiirkonnad, mis on morfogeneesi uurimisel väga mugavaks objektiks. Need võimaldavad pidevalt jälgida arenemist, erinevate kudede ja organite teket.

Ühe meelisobjektina kasutatakse morfoloogilistes uurimustes taime juurt, mis kujutab endast morfoloogiliselt terviklikku ja tasakaalustatud süsteemi. Juure pikkusesse kasvav osa, umbes 1 sm pikkune juuretipp, koosneb juurekübara- ga kaetud meristeemist ning venimistsoonist. Meristeemis eristatavad histogeenid annavad alguse erinevatele kudedele. Histogeenide jagunemisel tekkivate rakuridade võrdlemisel saab järk-järgult fikseerida muutusi rakkudes kuni küpsete juurekudede moodustumiseni. Ilmnevad erinevused arenevate struktuuride kasvu kiiruses ja iseloomus, kusjuures vorm (juur) kujuneb teatud kindlal viisil, erinevate komponentide omavahelisel mõjutusel.

Taime ehituse püsivuse tagamiseks on kujunenud mitme-

suguseid kohastumisi. Nii näiteks kasutab taim oma juureehituse püsivuse tagamiseks juurekübara ja meristeemi piirimal paiknevat "puhketsentrit", mis kujutab endast kogu-  
mikki harvajagunevaid rakke.

Arenemine ei toimu mitte alati takistusteta. Kõikvõimalike häirete puhul püüavad organismid visalt säilitada oma tasakaalu, terviklikkust so. osade omavahelisi spetsiifilisi suhteid. Taimed taastavad või asendavad eemaldatud osad. See regeneratsiooniks nimetatav nähtus on komplitseeritum suuremate vigastuste puhul. Bemaldades juuretipust erineva suurusega osad, muutub juurerakkude mitootiline aktiivsus, venimiskasv ning kaob geotroopne reaktsioon. Kui apikaalmeristeemi ärelõigatud osa pole liiga suur (kuni 100µm), siis toimub juuretipu regenereerumine ja selle normaalse funktsioneerimise taastumine. Regeneratsioon algab puhketsentri rakkude aktiveerumisega ja teiste meristeemrakkude kiirenenud jagunemisega. Juuretipp taastub 3-4 päeva jooksul, moodustub uus "puhketsenter" ning juur omandab jälle endise kasvukiiruse.

Sarnast reaktsiooni vigastustele võib näha ka ristõielistel taimedel esineval idujuurte lõhenemisel, mis on tingitud spontaansetest degeneratiivsetest muutustest rakkude ultrastruktuuris. Juurekübara või meristeemi piirkonnas paiknevate sügavate lõhede korral murdub sageli ära juuretipp. Vigastatud idujuur jääb normaalsega võrreldes oma kasvus vähesel määral maha, kuid paari päeva möödudes on juuretipp samuti regenereerunud kui mehaaniliselt vigastatud taimel.

Seega taime oluliselt tähtsate osade vigastumine ei vii mitte alati taime hävimiseni, vaid võib toimuda ka taimeosade taastumine vaatamata sellele, kas vigastused on tingitud organismi sisemistest või välistest teguritest.

Organismi arenemine regenereerumisel ei näi põhimõtteliselt erinevat tema normaalsest arenemisest - mõlemal juhul moodustub lõpptulemusena terviklik organ ühtede ja samade vormi kujundavate seaduspärasuste järgi.

## HARILIKU KUUSE JUUREKAVA ÕKOMORFOLOOGILINE ANALÜÜS

Krista Lõhmus, Rein Lasn

Juurestiku välispind on integraalseks tunnuseks, mis iseloomustab taimekoosluse mineraalset toitumist ja veevõttu antud kasvukohatingimustee. Olulisima osa sellest pinnast annavad harilikul kuusel imijuured. Kuna kuuse juured on oma vormilt ja funktsioonidelt väga mitmekesised, kirjeldame siin lühidalt juurestiku vormielemente, okaspuudele üldse ja ainult kuusele omaseid.

Okaspuu juurestikule on omane heteroriisia - juurekava koosneb pikkadest lateraaljuurtest ja puitumata lühijuurtest. Oma primaarselt ehituselt on okaspuu juurestik sammasjuurestik, millest hargneb palju kül- ja lisajuuri, mis hiljem moodustavad juurestiku peamise osa (Ззay, 1980).

Külgjuurte lähtekohaks on okaspuul peritsükkel, seal alanud rakkude jagunemisele järgnevad jagunemised endodermis. Juurtele soodsas keskkonnas väljuvad harujuured lähtejuurest kahe, kolme, nelja või enama reana piki juurt (Büsgen, Münch, 1929). Harujuurte paiknemine lähtejuurel sõltub Esau järgi juhtkimpude asetusest lähtejuure kesksilindris.

Diarrhel juurel tekib külgjuur floemi ja ksüleemi vahel, triarhse, tetrarhse jne. juhtkimpude asetuse korral ksüleemi vastas. Lisajuured võivad tekkida juurealgetest, juureparenühümist või kallusest (Sutton, 1980).

Okaspuude juured erinevad oma kasvukiiruselt ja anatoomiliselt ehituselt. Hariliku kuuse juurelõppude täielikem klassifikatsioon on esitatud Saljajevi poolt (Салъяев, 1959), kus eraldatakse:

- 1) kiire kasvuga kasvajuured
- 2) aeglase kasvuga kasvajuured
- 3) imi-kasvajuured
- 4) imijuured.

Vanuse mõju vormi erinevusele pole. Kasvajuured on teritunud tipuga, nende aastane pikkusjuurdekasv võib ulatuda kümnete sentimeetriteni. 40.aastases kuusikus Vooremaa III proovialal oli kasvajuure maksimaalne aastane pikkusjuurdekasv 1982.a. üle 77 cm. Kasvjuurtest kujunevad pikad hori-

sontaalsed lateraaljuured või lühemad, vertikaalsed või sellele lähedase suunaga ankurjuured. Kiire kasvuga kasvujuurtel võivad esineda juurekarvad, mükoderm puudub. Läbimõõt ulatub mõne mm-ni.

Aeglase kasvuga kasvujuured on mitu korda lühemad ja peenemad. Kasvujuurte põhifunktsioon on uute mullaruumalade hõivamine. Hariliku kuuse imijuured on koondunud juurelõppudeks, mille telgosa on enamasti kiirema kasvuga. Väliselt meenutab selline imav juurelõpp kuusekest, tema pikkus ei ületa enamasti 10 mm, imijuure läbimõõt 0,6 mm (Орлов, 1957).

Juurt, mis oma välisehituselt asub kasvu- ja imijuurte vahel ning on aeglase kasvukiirusega, nimetab Saljajev imikasvujuureks. Aeglase kasvuga kasvujuured, imikasvujuured ja imijuured on ektotroofsed mükoriisad. Mükotroofsus on hariliku kuuse mineraalses toitumises ja veevõtus määrava tähtsusega, kuna juurekarvad on suhteliselt väheolulised. Seene ja puu sümbioos on viimasele soodne suhteliselt vähe liikuvate ioonide nagu fosfaadid, tsink, molübdeen, vask omastamiseks. Mükoriisa osatähtsuse suurenemist või juurte kasvu pikenemist saab vaadelda alternatiivsete teedena mineeraalse toitumise parandamiseks (Persson, 1981).

Juurekava välispind on dünaamiline suurus. Ta muutub juurte tekke, kasvu ja suremise tõttu sõltuvalt keskkonnatingimustest. Mida ebasoodsamad on kasvukohatingimused, seda rohkem tuleb füsioloogiliselt aktiivsete (elusa esikoorega) juurte pinda okkapinnaühiku kohta kuusikus (Карпов, 1973). Tuleb märkida, et juurepind reageerib keskkonnateguritele tunduvalt suuremas ulatuses kui juuremass, viimases ei tarvitse märkimisväärselt muutust toimuda juurepinna mitmekordistumisel (Пактеenko, Якушев, 1967).

On ilmne, et põhilised muutused juurepinnas toimuvad imijuurte arvel. See juurekava osa muutub kõige kiiremini juba oma suhteliselt lühikese eluea tõttu, mis on Орлови (Орлов, 1960) järgi 3-5 aastat. Juurepinna järsk suurenemine saab toimuda põhiliselt imijuurte arvu suurendamise teel, kuna nende pikkuskasv on aeglane.

Nii iseloomustab juure- ja lehepindade vastavus igal konkreetsel juhul kasvukoha kvaliteeti. Kuna aga ka taimeor-



gani kuju sõltub teda vahetult ümbritsevast keskkonnast, annab ta viimase kohta informatsiooni.

Vaatleme järgnevalt, kuidas imijuurte morfoloogia sõltub mullatingimustest. Üldiseks näitajaks, mis iseloomustab imijuurte välisehitust, sobib kõige paremini juurte eripind. Geomeetrilises mõttes kujutavad kuuse imijuured endast tohutut hulka erineva läbimõõduga silindrikesi. Imijuurte otsad on ümarad ja annavad tähtsusetu erinevuse silindri kujust, üldpindala loeme võrdseks külgpindalaga, sest viga otsapindade mitteamardamisest ei ületa 2 %. Kui iga silindrikese pikkus on  $l_i$  ja läbimõõt  $d_i$ , siis imijuurte üldpind võrdub

$$S = \pi \sum_{i=1}^N d_i l_i, \text{ maht aga}$$

$$V = \frac{\pi}{4} \sum_{i=1}^N d_i^2 l_i, \text{ kus}$$

$N$  on imijuurte arv. Kui eeldada, et tihedus juure kudedes on ühesugune, iseloomustab juurte eripind (välispindala ja massi suhe) nende pindala ja ruumala suhet ja on võrdeline keskmise läbimõõdu pöördväärtusega,

$$\frac{S}{V} \sim \frac{1}{d}$$

Vähima eripinna puhul on juure ühikpikkuse ruumala suurim. Ioonide võtt on aga tihedamalt seotud mükoriisa ruumalaga kui pikkuse või välispindalaga (Russell, Newbould, 1969).

Kirjanduse andmetel on hariliku kuuse imijuurte eripind 28-53 m<sup>2</sup>/kg absoluutkuiva massi puhul (Орлов, 1955, Карпов, 1973, Лехмыс, Оя, 1983). Nendest küllalt nappidest andmetest selgub, et mida halvemad on mullatingimused - liigniiskuses näiteks, seda suurem on imijuurte eripind. Seda seaduspära kinnitavad ka Eesti kuusikute kohta saadud tulemused automorfse mulla loomise ja imijuurte eripinna seosest.

Ilmnes, et imijuurte eripind  $EP$  (m<sup>2</sup>/kg) on sõltuvuses mulla lasuvustihedusest  $D_m$  (g/cm<sup>3</sup>)

$$EP = 613,59 - 962 D_m + 397 D_m^2$$

$$r = 0,934, \quad P = 99\%$$

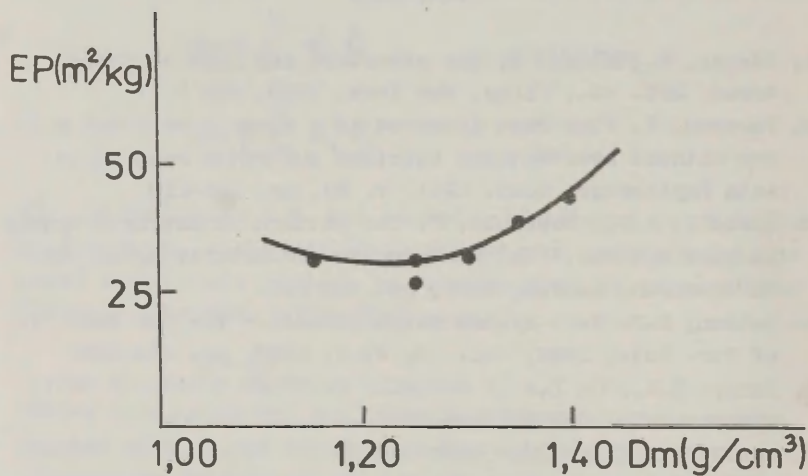
kus  $EP$  on ülemise 40 cm paksuse mullakihi (ja kõdu) imijuurte eripind,  $Dm$  - sama kihi lasuvustihedus,  $\kappa$  - korrelatsioonikordaja ja  $P$  - usaldusnivoo. Sellest võrrandist tuleneb, et eripinna miinimum on  $1,2 \text{ g/cm}^3$  laauvuatiheduse juures, millele lähedase mulla mahukaaluga puistud on aga produktiivseimad uuritud puistutest.

Järelikult saab hariliku kuuse imijuurte eripinda vaadelda kasvukohts mullastingimuste optimaalsuse ökomorfoloogilise indeksina.

#### KIRJANDUS

1. Büsgen, M., Münch, E. The structure and life of forest trees. 3rd. ed., Wiley, New York, 1929, 436 p.
2. Persson, H. Fine root dynamics in a Scots pine stand with and without near-optimum nutrient and water regimes. - Acta Phytogeogr. Suec. 1981, v. 68, pp. 101-110.
3. Russell, R.S., Newbould, P. The pattern of nutrient uptake in root systems. - In: Root growth. (W.J. Whittington, ed.) Butterworth, London, 1969, pp. 148-169.
4. Sutton, R.F. Root system morphogenesis. - The New Zeal. J. of For. Sci., 1980, vol. 10, No.1, 1980, pp. 264-292.
5. Ляхмус К.Н., Оя Т.А. К методике изучения подземной части древостоев. - Лесоведение 1983, № 4, с. 56-62.
6. Орлов А.Я. К методике количественного определения сосущих корней древесных пород в почве. - Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1955, т.60, № 3, с. 93-102.
7. Орлов А.Я. Наблюдения над сосущими корнями ели (*Picea excelsa* Link) в естественных условиях. - Бот. ж. 1957, т.42, № 8, с. 1172-1181.
8. Орлов А.Я. Рост и возрастные изменения сосущих корней ели *Picea excelsa* Link. - Бот. ж., 1960, т.45, № 6, с.888-896.
9. Рахтеенко И.Н., Якушев Б.И. Особенности развития поглощающей поверхности корневой системы сосны в разных условиях произрастания. - Докл. АН БССР, 1967, т.II, № 9, с.841-843.
10. Салаяв Р.С. Анатомическое строение корневых окончаний и ход формирования микориз ели. - Изв. Карельск. и Кольск. фил. АН СССР, 1959, № 3, с. 80-87.

- II. Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги.  
(Ред. В.Г.Карпов), Л., Наука, 1973, 312 с.
12. Эзау К. Анатомия семенных растений. Кн. 2., М., Мир,  
1980, 558 с.



Joon. Hariliku kuuse imijuurte eripinna (EP) sõltuvus  
mulla laevustihedusest (Dm).

# MÄNNI JA LEHISE KÕRGUSKASVU KÕVERATE MATEMAATILISEST KIRJELDAMISEST NING SELLE KIRJELDUSE VÕIMALIKUST SEOSTATUSEST OKASPUUDE JUURES TÄHELDATAVATE VORMIDEGA

K.Möller, A.Läänelaid, V.Reeben, TRÜ

Metsapuude kasvukõverate mitut tüüpi matemaatiline kirjeldamine on olnud juba pikka aega üks kõige traditsioonilisemaid biomaatemaatika harusid. Ilmselt on sellel olnud omad põhjused. Esiteks on meil metsapuude kasvu kohta kõige rohkem faktilisi andmeid ja puude pika ea tõttu seal üksikute erinevate aastate mõju ei hajuta nii tugevalt kasvu käiku. Teiseks omavad kasvu kirjeldavad võrrandid metsanduses selget praktilist, prognooseerivat, metsa paremat takseerimist võimaldavat tähendust.

Metsapuude kasvukõverate kirjeldamisest on ka meie enda teoreetilise bioloogia koolides juba varemalt pikemat juttu olnud, nimelt 1979 aastal V koolis, Simisalus, A.Nilsoni ja A.Kiviste ettekanne jt.

Käesolevas töös kirjeldatakse ühte uut matemaatiliselt suhteliselt universaalsemat võimalust - kasutada selleks ruutvõrrandi regulaarse sammhaavalise lahendamise strateegiat, mis tuleneb veel üldisemast D.Bernoulli n-astmeliste algebraliste võrrandite rekurrentsest lahendamisalgoritmist (1732).

Sellel meetodil on seni uuritud kahe puu kõrguskasvu: männil (Reeben, 1981, varem avaldamata võrrandid ja 1984, nende täiustamine) ja lehisel (käesolev töö).

Meetodi põhiolemus on lühidalt järgmine: kõrguskasvu lähendatakse siin ühe või kahe  $y = A \cdot e^{xt} \cdot \sin wt$  tüüpi kõveraga ja kahe  $y = B \cdot e^{xt} \cdot \sin \beta t$  tüüpi kõveraga (kus  $t$  on aeg ühikutes  $\sim 12$  a) nii, et  $e^{xt}$  ja vastavate lähteruutvõrrandite  $x^2 - px + q = 0$  vabaliige  $q$  säilib kogu aeg invariantina ja lähteruutvõrrandite lineaarliikme kordaja  $-p$  muutub selliseks, et me liiguksime sammhaaval (eelistatult Fibonacci-Lucas suhteid pidi) suletud süsteemide tsoonist üle  $Jm-Re$  piiri poolavatud

süsteemide ja avatud süsteemide vahelise piirini. Täpsem selgitus, kuidas lähteruutvõrrandist saadakse teda D.Bernoulli meetodil lahendades rekurrentsed arvujadad ja neid läbivad parameetrilised kõverad  $y=f(t)$ , on toodud antud töö lisas, kuid põhjalikum selgitus ruutvõrrandite  $J_m, Re_1$  ja  $Re_2$  tsoonide kohta tuuakse V.Reebeni teises töös samas kogumikus.

Põhivõrrandid männile, mis leiti kasvukõvera võimalikult täpse lähendamise ja võrrandi teoreetilise ilu kompromissina, on järgmised

$$\begin{cases} x^2 - 3/2 x + 5/8 = 0 & (0 \dots 30 a) \\ x^2 - 8/5 x + 5/8 = 0 & (30 \dots 178 a) \\ x^2 - 13/8 x + 5/8 = 0 & (üle 178 a) \end{cases}$$

, kus

konstandil  $8/5 = 1,6$  on männiga seotud botaaniline sisu: männi käbi füllotaksises kahe vastassuunalise vintjoone Fibonacci suhe.

Võrrandite lineaarliikme kordajate  $p_1, p_2, p_3$  paremaks valimiseks on kasutatud siin veel kahe bioloogilise tsentri mõistet: tavaline lähtetsenter (seeme, embrüo) ja lisaks veel hüpoteetilisem "täisea teostatuse tsenter" ning samuti küllaltki üldbioloogilist kujutelma "murdeea" olemasolust kusagil seemnekanndmise alguse eal (suguküpsuse alguse eal, mis siin on seotud matemaatilise võrrandi tüübi üleminekuga Im-tsoonist Re-tsooni). Nimetatud "täisea teostatuse tsentrit" kujuteldakse siin kui kohta, kus arengu põhiprogramm jõuab teatud realiseerumiseni ja toimub üleminek suuremale kokkuhoiule (matemaatiliselt nullist läbimine, kus protsesside mastaabi tegurit samal ajal vähendatakse, ka "klimakteerium" on sellele lähedane mõiste).

Praktilist arvutust ongi siin õigem alustada mitte seemne tsentrist, vaid "täisea teostatuse tsentrist" kahele poole laiali, paigaldades selle tsentri katse ja eksituse meetodil järjest paremini oma kohale.

Arvutada võib funktsioonidega  $e^{at} \sin wt$  ja  $e^{at} \sin wt$ , kuid hoopiski mugavam ja kiirem on seda teha



diskreetsete sammudega, pannes algul paika kõvera keskosa -6 diskreetse punktiga, mida arvutame ruutvõrrandi lahendamise käigus tekkivate aheImurdudega.

Peatumata siinkohal kogu ajaühiku, kasvuühiku ja "täis-ea teostumise tsentri" koha valimise edasi-tagasi arvutatud võimalike variantide rügastikul, esitame kohe lõpliku kompromissvariandi, mille põhiselgrooks on kujutelm, et männi arengu, kasvu ja vormide põhiosa pikkuseteljel on kirjeldatavad sellele omase fundamentaalvõrrandi

$$x^2 - 8/5 x + 5/8 = 0$$

lahendamiskäikude abil, varieerides edasi vaid kõige noorema ja vanema ea jaoks võrrandi lineaarliikme kordajat:

$p = 3/2$  - noor,  $p = 8/5$  - täisiga,  $p = 13/8$  - vana. Seejuures võib veel märkida, et vananeva männi  $p = 13/8$  saab ette öelda otsekohe teoreetiliselt, arvestades vaid üldbioloogilist fakti, et kasvukõverad jõuavad vananedes teatud plaatoole. Nimelt sellise matemaatilise omadusega on vaid

$$x^2 - (q+1)x + q = 0$$

tüüpi võrrandi diskriminandi  $\sqrt{p^2 - 4q} = q - 1$  rekurrentne arvujada  $a_n$  ja seda läbiv parameetiline kõver  $y = f(t)$ . Arvutuskäik on esitatud tabelis 1, kasvukõver joonisel 1. Pikkusühiku  $h_0$  valisime nii, et seitsme ja poolesammulise peamise rekurrentse arvutuse punktid  $a_n$  (siin  $h_n$ ):

$$h_1 = 0 \cdot -1,6 + h_0 \cdot 2,56,$$

$$h_2 = h_0 \cdot -1,6 + h_1 \cdot 2,56, \dots$$

püsiksid tegelikul kasvukõveral  $h = f(t)$  (põhjendus, et arvujada  $a_n$  punkte läbib  $y = e^{\alpha t} \cdot \sin \beta t$  tüüpi funktsioon, on toodud lisas).

Siinkohal võiks lisada, et selliselt saadud pikkusühik  $h_0 \approx 7,1 \text{ dm}$  on küllaltki lähedane II boniteedi männi oksa-rõngaste vahemaale.

Ajaühiku  $t_0$  valimine on aga keerulisem, nõudes paljude variantide kontrollarvutusi. Kuna esialgne kõvera sobitamine viitas vahemikule 20-25 a, siis otsustasime kontrollida klimatoloogias, bioloogias ja päikese aktiivsuses avastatud rütme  $2 \times (10, 46 \text{ a}, 11, 14 \text{ a ja } 11, 86 \text{ a})$ .

Nendest parimaks osutus  $t_0 = 2 \times 11,86 a = 23,72 a$

Parimaks "täisea teostatuse tsentri"  $T_0$  asukohaks osutus aga  $T_0 \approx 178 a$ , mis huvitaval kombel on samal ajal nime-  
tatud kolme loodusliku rütmi kokkulangemise kohaks

( $15 \times 11,86 a \approx 16 \times 11,14 a \approx 17 \times 10,46 a \approx 178 a$ )  
ja ka väga ligidane päikese aktiivsuse pikemaaegsele rütmile  
176 a.

Edasi toome mõned üldised teoreetilised kaalutlused, mis puudutavad teooria poolt ennustatavaid võimalikke se-  
seid liikide kasvu dünaamika ja liikidele iseloomulike geo-  
meetriliste vormide vahel.

Väga üldises plaanis teooria ennustab siin vastavust:  
matemaatilised ajast  $t$  sõltuvad parameetrilised kõverad  
 $y = f_1(t)$ ,  $x = f_2(t) \rightarrow$  protsessi (kasvukäigu) ajaline  
kulgemine piki  $y$  ja  $x$  telgesid, matemaatilised ortogo-  
naalkõverad  $y = f(x) \rightarrow$  objekti või tema trajektoori vorm,  
kuju  $x$ - $y$  tasandil.

Kuna aga matemaatikas üldistatud D.Bernoulli meetodi  
alusel ruutvõrrandi sammhaaval lahendades tekib terve rida  
olulisemaid, teatud sümmeetriaid omavaid ortogonaalseid re-  
kurrentseid arvuridade paare  $a_n$  ja  $b_n$ , mida läbivad vas-  
tavad ortogonaalsed pidevad kõverad

$$\begin{aligned} y &= \begin{cases} A \cdot \text{ext. sh } \beta t \\ A \cdot \text{ext. sin } \omega t \end{cases} (a_n) \text{ ja} \\ x &= \begin{cases} B \cdot \text{ext. ch } \beta t \\ B \cdot \text{ext. cos } \omega t \end{cases} (b_n), \end{aligned}$$

siis piirdume siin vaid kõigi diskriminantidega seotud kõve-  
rate (joon. 2) vaatlemisega. Siia kuuluvad

1) tavalise diskriminandiga

$$\sqrt{D} = \sqrt{p^2 - 4q} = \sqrt{(p + 2\sqrt{q})(p - 2\sqrt{q})}$$

seotud kõverad  $y = f(t)$ ,  $x = f(t)$  ja  $y = f(x)$  ja

2) lisadiskriminandiga

$$\sqrt{d} = \sqrt{\frac{p + 2\sqrt{q}}{p - 2\sqrt{q}}}$$

seotud vastavad kõverad, mis eksisteerivad vaid

$x^2 \pm px + q = 0$  võrrandite puhul, s.o.  $(\pm \sqrt{q})$  ahel-  
murdude puhul.

Neid diskriminantkõveraaid tuleb aga vaadelda nii põhi-  
võrrandi  $x^2 + px + q = 0$ , kui ka tema kaasvõrrandi  
 $x^2 - px + q = 0$  jaoks ja veel pööratud võrrandi  
 $x^2 + (p/q)x + 1/q = 0$  ja tema kaasvõrrandi  $x^2 - (p/q)x +$   
 $+ 1/q = 0$  jaoks [sest üldteoreetilises plaanis need  
võiksid ju peegeldada põhiobjektiga (meie juhul puu tüvega)  
põhjuslikult seotud lisaobjektide (meie juhul näit. võra,  
kõbide, okaste jne.) protsessisid ja vormisid]. Ja seda  
kõike nii võrrandite diskriminantide eneste lähteavvude

$0 \downarrow$  ja  $p \downarrow$  kui ka pööratud võrrandite lähteavvude  $0 \downarrow, p/q \downarrow$

jaoks. Kokku saame niiviisi kuusteist diskriminantkõverat,  
mis kõik omavad erinevat kuju (edasised kombinatsioonid va-  
hetavad vaid telgi ja trajektoiril liikumise suundi, muutma-  
ta ortogonaalkõverate kujusid). Joonisel 2 toomegi kõik need  
16 männi põhivõrrandiga  $x^2 - 4/5x + 5/8 = 0$  seotud  
 $y = f(x)$ -tüüpi diskriminantkõverat.

Võiks veel märkida, et peale nende kõverate on matemaatiliselt nende võrrandite jaoks olemas veel teisigi  $y = f(x)$  tüüpi kõveraaid: alglahendi kõverad, puhteksponentsiaalsed lõpplahendi kõverad, lõpplahendi kaasvõrrandi kõverad jt., kuid senised uurimised on siiski näidanud, et just diskriminantkõveratega õnnestub paremini kirjeldada looduslike objektide ajalisi ja vormilisi külgi.

Jätame aga lugejale otsustada, kas need männi kasvu-  
käigukõvera ja männi põhivõrrandi  $x^2 - 4/5x + 5/8 = 0$   
alusel puhtteoreetiliselt, matemaatiliselt konstrueeritud  
kuusteist  $y=f(x)$  tüüpi kõverat (joon. 2) ka tegeliku männi  
võra, kõbi ja okka vormi mingil määral kajastavad.

Muidugi tuleb siin kohe teha täiendusi. Tüve lähimõõdu,  
okste hargnemise ja roodumise jaoks pakub teooria põhilisele  
kohale pigem teist võrrandit ( $x^2 - 13/8x + 5/8 = 0$ ),  
juurte hargnemine ja seedrite-lehiste okaste puhmad nõuavad  
aga lisaks veel mingit Im-tsooni võrrandit. Täpsema ja mõle-

mas teljes korrektsema pildi saamine, kas männi, kuuse ja lehise tüvede võrade, käbide ja okaste kujud on tegelikult ikka ka ühtses seoses tüvede pikkuse ja läbimõõdu kasvukäigu kõveratega, on aga võimalik alles pärast seda, kui ka nende puude läbimõõdu kasvukäigu kõverad on piisava hoolikusega sama tüüpi matemaatikaga kirjeldatud.

Lõpuks aga juhime veelkord tähelepanu juba mainitud üldbioloogiliselt huvitavale teoreetilisele võimalusele, mis samuti tuleneb selliste kasvukõverate matemaatilisest kirjeldamisest.

Konkreetselt männi puhul on meil pilt selline: 0...36 aastani on kõver kirjeldatav  $y = (\sqrt{q})^t \cdot \sin wt$  tüüpi funktsiooniga, 30-178 aastani -  $y = (\sqrt{q})^t \cdot \sin pt$  tüüpi funktsiooniga ja 178 a-st kuni surmani vähekesse erineva  $y = (\sqrt{q})^t \cdot \sin pt$  tüüpi funktsiooniga. Teooria lubab seda asjaolu järgnevalt interpreteerida: algul (0-30 a.) toimub areng eelistatult rohkem autonoomsemana, sulusüsteemsena, ~30 a piirkonnas (seemnekandmise alguse tegelik aeg on männi latimetsas 25-35 a) toimub üleminek sulusüsteemsuselt poolavatud süsteemile (kus matemaatiline ortogonaalkõver annab aja muutudes  $-\infty$  -st kuni 0-ni ühe suletuma poollaine, edasisel aja muutumise 0-st kuni  $+\infty$ -ni aga avatud lõpmatusse mineva kõvera, ~178 a piirkonnas toimub aga üleminek sellisest poolavatud süsteemist piirile poolavatud ja avatud (hüperboolse) süsteemi vahel, mis võimaldab vananeva süsteemi pikemat aeglast arengut.

Kokkuvõte. Kirjeldatakse botaaniliste bioobjektide kasvu ja vormi peegeldava uue üldisema matemaatilise meetodi esimest detailsemat rakendamist männi juures.

Ettekanne TB koolis (esitab üliõp. K.Möller) on aga planeeritud selle meetodi laiendamiseks lehisele, mille jaoks metsatakseerimise kirjanduses on olemas V.I.Kalinini koostatud nelja boniteedi head, 0...300 aastani ulatuvad kasvukäigukõverad.

Palju tänu dots. L.Võhandule, dots. E.Tammele, dots. J.Hionile ja biofüüs. lab. juh. H.Eplerile suure abi eest töö matemaatilise osa vormistamisel.

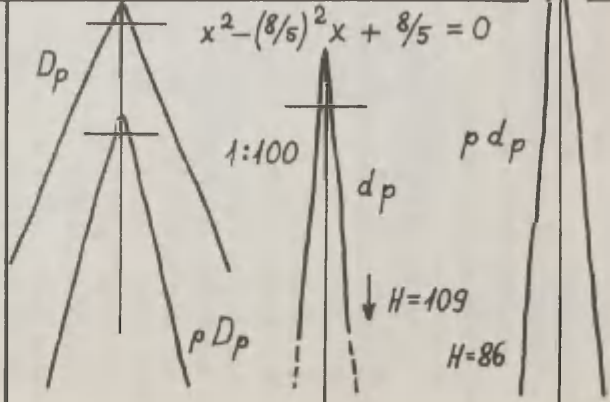
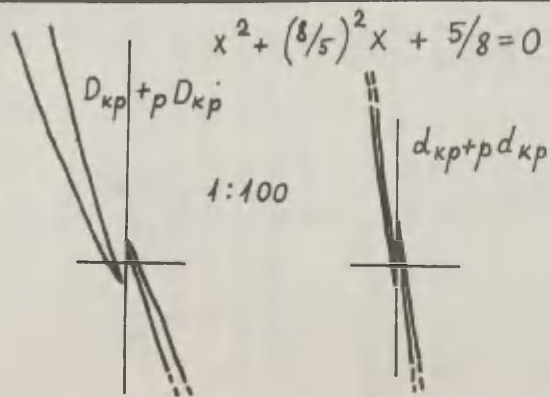
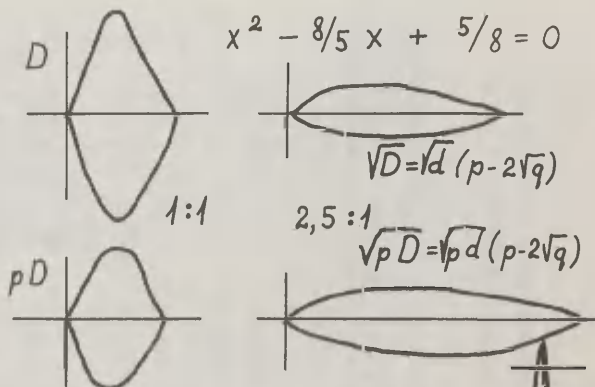
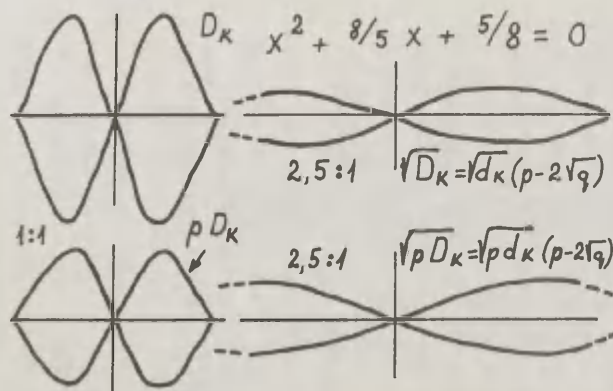
Tabel 1

Männi (II boniteet) kõrguskasvu kõvera lähendamine  
ruutvõrrandi  $x^2 - 8/5 x + 5/8 = 0$  sammhaaval  
lähendamise kaudu

Tegelik kaevukäigu kõver			Teor. arvutus		Perioodil.	
n	t, a	H, dm	H, dm	H arv., dm	$\Delta$ , dm	anelmurrud
0	0	0	271,6	271,2	-0,4	$\uparrow \begin{pmatrix} -8/5 \\ 12/5 \end{pmatrix}$
1	11,9	36,7	234,9	233,4	-1,5	
2	23,7	77,0	194,6	195,3	+0,7	$\uparrow \begin{pmatrix} -8/5 \\ 5/2 \end{pmatrix}$
3	35,6	112,0	159,6	158,3	-1,3	$\downarrow \begin{pmatrix} -5/8 \\ 8/5 \end{pmatrix}$
4	47,4	144,7	126,9	126,3	-0,3	
5	59,3	171,5	100,1	100,0	-0,1	
6	71,2	193,7	77,9	78,6	+0,7	$\uparrow \begin{pmatrix} -8/5 \\ (8/5)^2 \end{pmatrix}$
7	83,0	210,7	60,9	61,1	+0,2	
8	94,9	224,8	46,8	46,9	+0,1	
9	106,7	235,7	35,9	35,3	-0,6	$\downarrow \begin{pmatrix} -5/8 \\ 13/8 \end{pmatrix}$
10	118,6	245,0	26,6	25,9	-0,7	
11	130,5	252,7	18,9	18,2	-0,7	
12	142,3	259,3	12,3	12,1	-0,2	$\downarrow \begin{pmatrix} -5/8 \\ 13/8 \end{pmatrix}$
13	154,2	264,7	6,9	<u>7,12</u>	+0,2	
14	166,0	268,8	2,8	3,16	+0,4	
15	177,9	271,6	0	0	0	
16	189,8	273,0	1,4	1,70	-0,3	$\downarrow \begin{pmatrix} -5/8 \\ 13/8 \end{pmatrix}$
17	201,6	274,0	2,4	<u>3,0</u>	-0,6	
18	213,5	275,3	3,7	4,1	-0,4	
19	225,3	276,5	4,9	4,9	0,0	$\downarrow \begin{pmatrix} -5/8 \\ 13/8 \end{pmatrix}$
20	237,2	277,3	5,7	5,6	+0,1	
21	249,1	278,0	6,4	6,1	+0,3	

$t_0 = 23,72$  a;  $T_0 = 177,9$  a;  $h_0 = 7,12$  dm;  $T_{Im-Re} \approx 29,7$  a





# L i s a

Ruutvõrrandi  $x^2 - px + q = 0$  diskriminandi  
 $\sqrt{D} = \sqrt{p^2 - 4q}$  esitamine kahe parameetrilise  
ja ühe ristkoordinaadilise kõverana

On võimalik näidata, et D. Bernoulli meetodil (1732) ruutvõrrandi lahendite  $x_1$  ja  $x_2$  ja diskriminandi  $\sqrt{D}$  väärtuseid regulaarse rekurrentse algoritmiga  $\mu_n = \mu_{n-1} \cdot p + \mu_{n-2} \cdot q$  otsides saame diskriminandi väärtuse reaallahenditega võrrandi puhul kui

$$\sqrt{D} = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{b_n}{a_n},$$

kus arvujadad  $b_n$  ja  $a_n$  leitakse ülalnimetatud rekurrentse algoritmiga, lähtudes  $b_n$  puhul arvudest 2 ja  $p$  ning  $a_n$  puhul arvudest 0 ja 1.

Perioodiliste aheImurdude sümboolikas võib seda lühidalt kirjutada kui

$$\sqrt{D} = \left( \begin{matrix} -q \\ p \end{matrix} \right) \left( \begin{matrix} 2 \\ p \end{matrix} \right) : \left( \begin{matrix} -q \\ p \end{matrix} \right) \left( \begin{matrix} 0 \\ 1 \end{matrix} \right)$$

ehk veelgi lühemalt

$$\sqrt{D} = \frac{b_n}{a_n} = \frac{2 \ p}{0 \ 1},$$

kui jätta kokkuleppeliselt  $\lim_{n \rightarrow \infty}$  ära.

Imaginaarlahenditega võrrandil me niiviisi  $\sqrt{D}$  arvvaartust ei saa: jada  $b_n$  ja  $a_n$  võnguvad, suhted  $b_n/a_n$  kaotavad mõtte.

Kuid võib näidata, et üksikult need arvujadad  $b_n$  ja  $a_n$  säilitavad mõtte nii Re kui Im-tsoonis ja kujutavad endast parameetrilist tüüpi diskreetsete punktide jadasid, mida läbivad pidevad funktsioonid

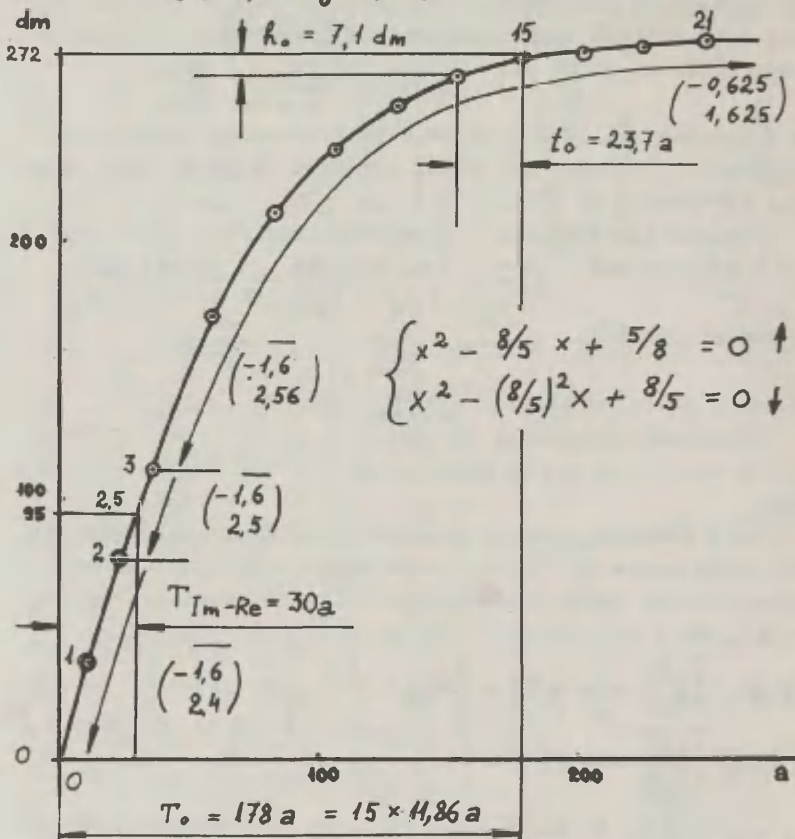
$$a_n(n) = \left( \begin{matrix} -q \\ p \end{matrix} \right) \left( \begin{matrix} 0 \\ 1 \end{matrix} \right) \rightarrow y(t) = \begin{cases} 2\sqrt{D} \cdot e^{\alpha t} \cdot \operatorname{sh} \beta t = (x_1^t - x_2^t)/\sqrt{D}, & D > 0 \\ 2\sqrt{D} \cdot e^{\alpha t} \cdot \sin \omega t, & D < 0 \\ 2 \cdot e^{\alpha t} \cdot \operatorname{ch} \beta t = x_1^t + x_2^t, & D > 0 \\ 2 \cdot e^{\alpha t} \cdot \cos \omega t, & D < 0, \end{cases}$$

kus  $\alpha = \ln q/2$ ,  $\beta = \ln(x_1/\sqrt{q})$  ja  $\omega = \arccos(p/2\sqrt{q})$  ning diskreetsete jadade ja pidevate funktsioonide kokkulangevus on kohtades

$$a_1 = y(1), a_2 = y(2), \dots; \quad b_1 = x(1), b_2 = x(2), \dots$$

Kõverate  $a_n(n) \rightarrow y(t)$  ja  $b_n(n) \rightarrow x(t)$  kujutamisel ristkoordinaadistikus  $a_n, b_n$  ( $x, y, \text{Im-Re}$ ) tasandil saame diskriminantkõverad  $a_n = f(b_n)$  ja  $y = f(x)$ , mis annavad meile kuju või trajektoori.

Meie juhul kõver  $a_n(n) \rightarrow y(t)$  on viidud vastavusse kõrguskasvuga, kõver  $b_n(n) \rightarrow x(t)$  - läbimõõdu kasvuga ja kõver  $a_n = f(b_n) \rightarrow y = f(x)$  - puu tüve kujuga.



Joon. 1. Männi kasvukäigu kõver ja selle lähendamine aheImurdarvutusega, mis annab põhivõrrandi koefitsientidele  $8/5$  ja  $5/8$  selge botaanilise sisu - tema käbi füllotaksise arvud.

## Antigeen H-Y kui morfogeneesi induktor

Rein Sikut

Enamik hulkrakseid loomi, nii selgrootuid kui selgroogseid, paljunevad suguliselt. Kõige tavalisemaks tuleb pidada lahksugulisi loomaliike. Kuna isased ja emased erinevad küllalt oluliselt teineteisest, peab lahksugulistel loomadel eksisteerima kaks alternatiivset arenguprogrammi sugupoolte jaoks.

Imetajate diferentseerumata embrüonaalgonaadid kujutab endast bipotentset struktuuri, mis on võimaline diferentseeruma kas testiseks või ovaariks. Gonadide soospetsiifiline diferentseerumine on esimene etapp imetajate sugulises arengus, määrates ära areneva indiviidi primaarse (gonaadse) soo. Me teame, et normaalselt moodustavad XY-sugukromosoomide sisaldavad gonadid rakud testisestruktuure, XX-kromosoomide puhul aga ovari. On ilmne, et testiste diferentseerumises on "süüdi" just Y-kromosoom. Kuidas ta aga mõjutab embrüonaalgonadi arengut, see selgitati eelmise kümnendi keskpaiku. S. Ohno ja S. Wachtel esitasid idee, et Y-kromosoomi printsiipaalne osa soo diferentseerumises piirdub testiste determineerimisega H-Y-antigeeni (edaspidi lihtsalt H-Y) vahendusel /5/. Seega pole imetajate primaarsed sootunnused määratud mitte niivõrd Y-kromosoomi olemasolu või puudumisega, kui võrd H-Y avaldumise või mitte avaldumisega. Seda kinnitavad paljud sugulise arengu anomaaliad mitmetel imetajaliikidel, mille puhul arenevad testised Y-kromosoomi puudumisel, kui esineb H-Y, ja vastupidi - teatised jäävad arenemata, kui puudub H-Y, kuigi on olemas Y-kromosoom.

### H-Y-antigeeni avastamine

1955.a. täheldasid Eichwald ja Silmsen ootamatut nähtust, kus mõnede puhasliinide emased hiired irrutasid sama liini isaste nahatransplantaate /3/. Vastupidisel nahasiirdamisel ei juhtunud aga midagi. Kuna transplantatsioonireaktsioon oli esile kutsutud ilmselt isas-spetsiifilise koosobivuse antigeeni poolt, siis tähistati seda H-Y (histocompatibility Y). Kui kõikidele teistele koosobivusantigeenidele on omane geneetiline polümorfism, siis H-Y on tõenäoliselt monomorfne. Allelis-

mi puudumine oli üheks kaudseks tõendiks, et H-Y ei ole mitte ainult koesobivusantigeen /3/. Kuid mis veelgi huvitavam, H-Y seroloogilisel uurimisel selgus tema äärmine konservatiivsus kogu selgroogsete evolutsioonis, mis on võrreldav histoon IV omaga /6/. See fakt viitab väga konkreetsele ja muutumatule funktsioonile, mida H-Y täidab selgroogsetes loomades.

#### Mida kujutab endast H-Y-antigeen?

H-Y esineb kõikide selgroogsete heterogameetsel sugupoolel, kaladest kuni imetajateni. Ta on organismis üldise levikuga, teda on leitud eri kudede rakkude pinnal nagu nahk, vere valge- ja punalibled, lümfoidorganid, spermid jne. Imetaja normaalse arengu korral esineb H-Y juba 8-rakulisel XY-kromosoomi sisaldaval lootel /3/. Sellest näeme, et mingit keerulist regulatsiooni H-Y ekspressioonis ei ole. H-Y kinnitub rakumembraanile  $\gamma_2$ -mikroglobuliinist ja HLA-antigeenist koosneva dimeeri vahendusel/2/. Daudi rakuliinil (Burkitti lümfoom) puuduvad nii  $\gamma_2$ -mikroglobuliin kui ka HLA-antigeenid ning järelikult ka kinnituskohd H-Y jaoks. Seetõttu Daudi rakud sekreteerivad H-Y ümbritsevasse keskkonda. Daudi rakkude poolt toodetud H-Y uurimisel on selgitatud ka tema keemiline ehitus. H-Y on glükoproteiid, koosneb mitmest (kuni neljast) subühikust molekulmassiga 18000-20000. Tõrkab silma oluline sarnasus interferoonidega nii subühikute molekulmassi, hüdrofoobsuse, aminohappelise koostise kui ka sahhariidjääkide arv suhtes /4/.

#### H-Y-antigeeni bioloogiline funktsioon

H-Y testiseid indutseeriv funktsioon imetajatel tõestati in vitro gonaadirakkude reagregatsiooni katsetega: vastsündinud roti munasarja dissotsieeritud rakud moodustavad H-Y juuresolekul testisestruktuure. Ja vastupidi, H-Y blokeerimisel vastavate antikehadega reorganiseeruvad testiserakud ovariaalseteks struktuurideks /3/. H-Y olemasolu on hädavajalik, kuid mitte küllaldane normaalseks testise organogeneesiks. Peale selle on vajalik ka vastava retseptori olemasolu. Organogeneetilist aktiivsust omab H-Y kompleksis oma spetsiifilise retseptoriga. Kui H-Y esineb kõikidel organismi rakkudel, siis tema retseptor piirdub ainult gonaadirakkudega /1/.



Kuidas aga seletada asjaolu, et seesama antigeen täidab lindudel ja amfiibidel risti vastupidist rolli. Daudi rakku- de poolt toodetud H-Y indutseerib linnu embrüonaalgonaadi di- ferentseeruma testise asemel ovaariks. Üks võimalik seletus seisneb selles, et H-Y ja tema retseptori kompleks käivitab lindude ja imetajate gonadirakkudes erinevate protsesside ahela, mis ühel juhul viib ovaari, teisel juhul aga testise arenemisele /1/. Piltlikult öeldes, ühe ja sama lülitil külge on ühendatud erinevad juhtmed.

#### Kokkuvõtteks

Raku pinnaantigeenide osavõttu organogeneesist on kahtlus- tatud juba pikka aega. H-Y on aga seni ainuke, millel on see funktsioon tõestatud. Seega peale oma spetsiifilise funktsi- ooni omab H-Y tähtsust kui mudel teiste analoogsete antigeenide jaoks, mille avastamine jääb tuleviku hooleks.

#### Kirjandus:

1. Müller, U. Identification and function of serologically detectable H-Y antigen. Human Genetics (1982) 61, 91-94.
2. Müller, U. Immunological and functional aspects of H-Y antigen. Human Genetics (1981) 58, 29-33.
3. Ohno, S. Major Sex-Determining Genes. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1979.
4. Ohno, S., Epplen, J.T., Sutton, S. Testis-organizing H-Y antigen as a discrete protein; its MHC restricted immune recognition and the genomic environment in which H-Y gene operates. Human Genetics (1981) 58, 37-45.
5. Wachtel, S.S., Ohno, S., Koo, G.C., Boyse, E.A. Possible role of H-Y antigen in primary sex determination. Nature (London) 257, 235-236 (1975).
6. Wachtel, S.S., Koo, G.C., Boyse, E.A. Evolutionary conservation of H-Y (male) antigen. Nature (London) 254, 270-272, 1975.

## Normaalsest ja patoloogilisest silmaläätsest

S. Veroman

Normaalse kuju ja ehitusega organ või kude saab areneda vaid normaalsetes keskkonnatingimustes. Kui keskkonnatingimused tunduvalt muutuvad, siis kutsub see esile ka patoloogilisi muutusi organi või koe ehituses,

Silmaläätse kui organi või koe arengut ja patoloogilisi muutusi on põhjalikult uuritud nii valgus- kui ka elektronmikroskoopiliselt. Vähem on käsitlemist leidnud läätse patoloogilised muutused üldpatoloogia seisukohalt; seda põhjusel, et läätse histopatoloogilised muutused ei ole praktika seisukohalt olulised. Patoloogiline lääts eemaldatakse kirurgiliselt ja sellega praktikute huvi läätse patoloogia vastu piirub. Patoloogilise läätse rakud pakuvad seevastu teoreetilist huvi, sest arvatakse, et silmalääts on ainuke kude organismis, milles ei ole kirjeldatud kasvajaid. Tõsi küll, ühes töös (Hanna & Frauenfelder, 1972) on pikema põhjendusega nimetatud patoloogiliselt muutunud läätserakkude kogumikku läätses kasvajakas. See seisukoht ei ole hiljem leidnud ei pooldajaid ega vastaseid, kuid ta väärrib tähelepanu. Nimelt on nii organismis kui ka katse tingimustes toimuvate läätserakkude patoloogiliste muutuste skaala küllaltki lai ja on iseloomustatav üld- ja histopatoloogia seisukohalt nagu muudegi kudede toimuvad patoloogilised muutused.

Käesoleva töö eesmärgiks on kirjanduse ja autori andmete põhjal kirjeldada läätse ning läätserakkude normaalset ja patoloogilist arengut ning anda kirjeldatavatele patoloogilistele muutustele üldpatoloogiline seletus ja sellega näidata, et silmalääts ei ole patoloogia seisukohalt erand kasvajate tekkimise poolest võrreldes muude kudede. Selline võrdlus on võimalik ja vajalik, kuna alates sajandi algusest ning eriti viimase 20 aasta jooksul on saadud rida huvipakkuvaid andmeid läätse spetsiifiliste rakkude tekke kohta muudest kudedest kui läätse normaalne alge, kuid histopatoloogiline hinnang neile nähtustele ei ole ammendav või puudub,

Silmaläätse normaalne areng on paljude embrüo ja silmas toimuvate arenguetappide ja kudede vaheliste interaktsioonide

tulemus, mida võib reastada järgmiselt. Esiteks rakkude ja kudedevaheliste mõjutuste ahel, mille kestel enne läätse spetsiifilist induktorit - reetina alget e. silmapõiekest - on tulevane läätse moodustav ektoderm kontaktis neelu entodermi ja südame mesodermi rakkudega. Järgnevalt tekib närvitoru kraniaalse osa külgmistest piirkondadest kaks väljasopistist, mida nimetatakse silmapõiekesteks. Kasvu tulemusena jõuavad nad kontakti ektodermiga, mis kestab mitmeid tunde. On tõestatud, et kontakti kestel toimub madalmolekulaarsete ainete üleminek silmapõiekesest läätse algesse, kuid ei ole välistatud võimalus, et induktsiooni on mõlemad koealged võrdselt olulised. Mis aga tegelikult toimub silmapõiekeses ja ektodermi kontakti - induktsiooni - kestel, on siiski suures osas alles teadmata.

Induktsiooni ajal ektodermi rakud pikenevad ja muutuvad kõrgete ja energiliselt paljunevate rakkude kogumikuks - läätseplakoodiks. Edasise arengu jooksul läätseplakood sopistub sisse, eraldudes ülejäänud ektodermist ja silmapõiekesest ning moodustab läätsepõiekeses. Samal ajal sopistub sisse ka silmapõieke ning moodustab silmakarika. Viimase sisemisest kihist areneb hiljem silma võrkkest, välimine kiht kujuneb pigmentepiteeliks. Läätsepõiekeses seespoolsemad, reetina alge poole jäävad rakud pikenevad, muutudes läätse kiududeks. Nad täidavad pikenedes kogu läätsepõiekeses ning esialgsel kujul ongi silmalääts moodustunud (joon. 1).

Lääts paikneb silma eesmises osas ja on ümbritsetud vesivedelikust ja klaaskehast. Ta kinnitub ripskehale Zinni sidemete abil (joon. 2). Silmalääts on kaksikkumer läätserakkude poolt tekitatud kapsliga ümbritsetud korrapärane moodustis. Läätse põhimassiks on tuumaga ja tuumata läätsekiud ning kapsli ja kiudude vahele jääv ühekihiline kuupepiteel. Läätse edasine normaalne areng toimub läätse ekvaatorirakkude paljunemisel ja paljunenud rakkude pideval muutumisel tuumata läätsekiududeks, mis kestab kogu indiviidi eluaja. Niisugune on normaalse läätse morfogeneesi ning ka histogeneesi üldtuntud käik (McAvoy, 1980; Doorenmaalen, 1981).

Läätse kuj organi patoloogiaga seotud nähtusi. Juba sajandi alguses tehti kindlaks, et kui embrüost eemaldada silmapõie-

ke, siis jääb ektodermist lääts tekkimata (Spemann, 1901). Üldpatoloogias nimetatakse koe või organi tekkimata jäämist aplaasiaks. Mõned aastad hiljem tõestas Lewis (1907), et silmapõiekese implanteerimisel varajase embrüo mõnda muusse ektodermi piirkonda kui peapiirkond, võib ka seal tekkida normaalne lääts. Väljaspool silma paiknevaid läätsti on korduvalt kirjeldatud amfiibide kullestel arengusse eksperimentaalse vahelesegamise tulemusena. Tavaliselt on implanteeritud embrüosse kas elus või surnud koetükike. Väljaspool silma kehas paiknevaid läätsti nimetatakse "vabadeks" läätsedeks, kuna nad ei ole silmaga seotud. Patoloogias nimetatakse organi või koe teket võõras anatoomilises piirkonnas ektoopiaks ja antud juhul läätsti - ektoopilisteks läätsedeks.

Lisaks "vabadele" läätsedele on eksperimentaalses embrüoloogias kirjeldatud rakukogumikke, mis paiknesid samuti väljaspool silma ja koosnesid suurtest põisjatest eosinofiilse tsütoplasma tuuma tuumasisaldavatest rakkudest. Normaalses läätstes niisuguseid rakke ei esine. Nende rakukogumike sarnasuse alusel patoloogiliselt muutunud läätserakkudega on neid nimetatud lentooidideks ehk läätsemenutavateks või läätsearnasteks. Erinevalt normaalsest läätsest puudub lentooididel eesmine epiteel ja läätsekiud. Lentooidide üldpatoloogilisel isoleerimisel peatume allpool, pärast tutvumist läätse sees esinevate patoloogiliselt muutunud rakkudega.

Läätsekoe patoloogilistest rakkudest. Kui normaalselt arenenud läätse ümbritsev keskkond (vesivedelik ja klaaskeha) muutub kas katse tingimustes või vananemisel, siis kutsub see esile muutusi ka läätse rakkudes. Esiteks osa epiteeli degenereerub, allesjäänud rakud paljunevad ja moodustavad plaadikese läätserakkudest, mis aja möödudes muutuvad kollageeni tekitavateks käävikujulisteks rakkudeks. Teine võimalus: läätserakud paljunevad ekvaatoril, migreeruvad läätse tagumisele pinnale, kiudude ja kapsli vahele, moodustades seal suurte tuumasisaldavate rakkude - põisrakkude - kogumikke. Kolmandaks - läätsekiud paisuvad tunduvalt ja fragmenteeruvad (joon. 3) (Yanoff & Fine, 1975). Analooesed muutused läätserakkude ja -kiududega toimuvad autori andmeil ka läätse koe- ja organkultuuris. Üldtoodust nähtub, et ühe orgaaniliselt korrapärase vormi piirides võib



esineda küllalt suur plastilisus erinevateks rakutüüpideks üleminekul. Kirjeldatu ongi kogu läätserakkude patoloogiliste muutuste kompleks, mida kasutatakse võrdluseks mõnede faktide selgitamisel.

Läätse kasvajatest. 1971.a. kirjeldas Zimmerman esmakordselt kolme inimese silma alalaus paiknenud ainulaadset kasvajat, mis koosnesid kollageensest sidekoest ning selles väätide ja kihtidena paiknenud epiteelirakkudest. Mõnede epiteelisaarte hulgas esines üksikuid põisrakke ja rakurususid. Nii põisrakud kui ka rakurusud kirjeldatud kasvajates meenutasid patoloogilises lätstes esinevaid põisrakke ja rakurususid. Nende kasvajate diagnoos - fakomatoosne koristoom ehk läätsealge kasvaja - põhineb täielikult patoloogiliste läätserakkude ja kasvajarakkude sarnasusel. (Koristoomid on healoomulised moodustised, mis kujutavad endast ebanormaalselt diferentseerunud kude ebanormaalses esinemiskohas organismis - Hogan & Zimmerman, 1962; Yanoff & Fine, 1975) Zimmermani arvates võisid need kasvajad alguse saada läätse väära induksiooni tõttu indiviidide embrüonaalses arengus.

Eelpool kirjeldatud lentoide võib samuti lugeda koristoomideks, sest nad paiknesid väljaspool silma ja olid moodustunud vääralt diferentseerunud läätserakkudest.

Läätse pahaloomulisi epiteliaalseid kasvajaid - kartsinoom - on saanud eksperimentaalselt läätseepiteeli kultiveerimisel ja hilisemal kultiveeritud rakkude implanteerimisel katseloomale või on implanteeritud läätserakke koos kantserogeense ainega. Katseloomas tekkinud kasvaja rakud sünteesisid läätse-spetsiifilisi valke - kristalliline, mis tõestaski nende kartsinoomide päritolu läätserakkudest.

Lentoide on viimase 20 aasta jooksul kirjeldatud mitte ainult embrüos, vaid ka mitmete embrüonaalsete kudede raku-, koe- ja organtüüpilises kultuuris: silma pigmentepiteelis, silma võrkkestas, võrkkesta kasvajas (retinoblastoomis), silma sarvkesta endoteelis, aju hüpofüüsis, ektodermis ja isegi amfiibi kullese jäseme regenereeruvast algest. Ülaltoodust nähtub, et lätseks diferentseerumise võime on esile kutsutav katse tingimustes mitmetel kudedel. Nomura (1982) on niisuguseid lentoide embrüonaalse aju kultuuris nimetanud ektoopilisteks lätse-



rakkudeks. Tõepoolest, ka kõigis teistes loetletud kudedes normaalselt läätserakke ei esine; selles suhtes nad ongi ektoopilised. Kuid nad on ka ebanormaalselt diferentseerunud (sarnanevad läätse põisrakkudele) ning sellepärast võib neid histopatoloogia seisukohalt vaadelda kui väga väikesi eksperimentaalseid embrüonaalseid koristiaid.

Autori arvates võib patoloogiliselt muutunud läätse sees esinevaid käävikujuliste ja põisrakkude kogumikke vaadelda kui väikesi healoomulisi läätsekasvajaid. Need rakukogumikud vastavad healoomuliste kasvajate kriteeriumitele: nad erinevad morfoloogiliselt lähtekoest, on piiratud proliferatsioonivõimega, moodustavad lokaalseid kogumikke ning ei metastaseeru. Ülaltoodu kinnitab Hanna & Frauenfelderi (1972) vaadet läätse patoloogiliste rakkude kogumikele kui kasvajatele silmaläätse sees

Kokkuvõtteks võib rõhutada, et vormilt ja ehituselt normaalne lääts tekib normaalsetes keskkonnatingimustes. Embrüo arengusse eksperimentaalse vahelesegamise või keskkonnatingimuste muutumise tulemusena tekivad patoloogilised nähtused nagu aplaasia, ektoopia, fakomatoossed koristoomid organismis, eksperimentaalsed kartsinoomid. Eksperimentaalsetest lentoididest nähtub, et mitmetes kudedes on võimalik esile kutsuda just läätse diferentseerumist. Patoloogilise läätse käävikujuliste ning põisrakkude kogumikke võib vaadelda kui healoomulisi kasvajaid läätse sees. Seega silmaläätse kude ei ole erand kasvajate moodustamise suhtes muude kudedega võrreldes.

#### Kirjandus

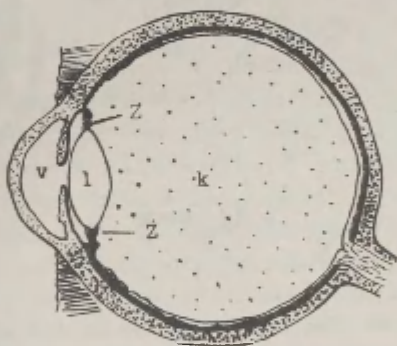
- Doorenmaalen W.J. van - The developmental mechanics of the lens. In: Molecular and Cellular Biology of the Eye Lens; H. Bloemendal Ed., J. Willey, New York, 1981, pp. 415-436.
- Hanna C. & Frauenfelder F.T. - Electric cataracts. II. Ultrastructural lens changes. Arch. Ophthalmol., 1972, 87, pp. 184-191.
- Hogan M.J. & Zimmerman L.E. Eds., Ophthalmic Pathology. An Atlas and Textbook; W.B. Saunders Co., Philadelphia & London, 1962.
- Lewis W.H. - Lens formation from strange ectoderm in *Rana sylvatica*. Am. J. Anat., 1907, 7, pp. 145-169.
- McAvoy J.W. - Induction of the eye lens. Differentiation, 1980, 17, 3, pp. 137-149.

Nomura K. - Differentiation of lens and pigment cells in cultures of brain cells of chick embryo. Differentiation, 1982, 22, 3, pp. 179-184.

Spemann H. - tsiteeritud Doorenmaalen (1981) järgi.

Yanoff M. & Fine B.S. - Ocular Pathology. Text and Atlas. Harper & Row Publishers, Hagerstown, Maryland; New York, San Francisco, London, 1975.

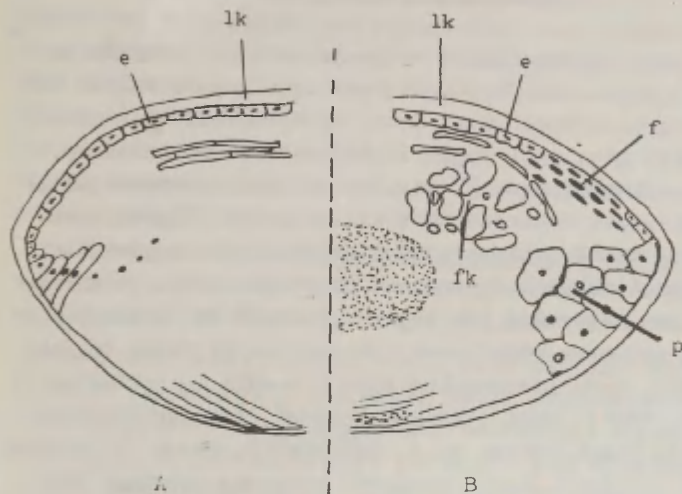
Zimmerman L.E. - Phacomatous choristoma of the eyelid, a tumour of lenticular anlage. Am. J. Ophthalmol., 1971, 71, pp. 169-177.



Joon. 2. Lääts asetuse silmas. Ristlõik; skeem.  
l - lääts, v - vesivedelik, k - klaas-  
keha, Z - Zinni sidemed



**Joon.1.** Roti embrüo läätse arengu põhietaapid. Skeem muudetult McAvoy (1950) järgi. Ristlõigud. 11-ndal arengupäeval on läätseplakood tekkinud (b). Sellest moodustub läätselohk (c) ja läätsepõieke (d). Läätsespõiekese tagumise osa rakud pikenevad (e) ja moodustavad esmased läätsekiud (f).



Joon. 3. Normaalse (A) ja patoloogilise (B) läätse skemaatiline võrdlus; ristlõigud (muudetult Yanoffi ja Fine, 1975, järgi). lk - läätsekapsel, e - epiteel, f - kollageeni tekitavate rakkude kogumik, p - põisrakkude kogumik, fk - paisunud ja fragmenteerunud läätsekiud

# SIPELGAPESADE VORMI JA KUJU MITMEKESISUS, ADAPTIIVSUS ÖKO- LOOGILISTELE TINGIMUSTELE NING SEOS PESADE SOOJUSREŽIIMIGA

Ants-Johannes Martin

Sipelgapesa funktsiooniks on haude arenguks optimaalse mikrokliima loomine. Samuti tagab pesa kogu perele kaitse ebasoodsa ilmastiku ja vaenlaste vastu. A. Forel (1874) eristas sipelgatel neli pesa põhitüüpi: 1) pinnases asuvad kuhilata, 2) maaepalse muldkuhilaga, 3) osalise orgaanilise materjaliga ja 4) orgaanilisest materjalist kuhilaga pesad. Klassifikatsioon ei hõlma kivide all ja puidus asuvaid sipelgapesi, kuid need on enamasti ühenduses pinnases asuva pesaosaga ja seega käsitatavad kui maaepalse kuhilaga muldpesad. Eri sipelgaliigid ehitavad erinevat tüüpi pesi. Evolutsioonis varem väljajunenenud liigid, nagu Austraalias elav *Myrmecia* sp. (Wheeler, 1910; Wilson, 1971), meil elavatest mitmed rautsiku (*Myrmica* sp.), rusklaste (*Leptothorax* sp.), kuklaste (*F. fusca*, *F. cinerea*, *F. rufibarbis*) liigid elavad enamasti pinnases asuvates kuhilata kaevendpesades. Kivide all asuvad pesad, samuti mineraalsest — maa-aluste käikude kaevamisest saadud liivast ja mullast ehitatud kuhilpesad on sipelgate evolutsioonis hilisem nähtus (näit. *L. flavus* ja *L. niger* pesad). Orgaanilise ehitusmaterjali lisandumine pesakuhilasle on pesade arengu seisukohalt kvalitatiivselt uus samm. Orgaaniline materjal, mis on mineraalsest materjalist madalama soojusjuhtivusega, suurendab haudekambrite isoleerumist väliskeskkonnast. Selle pesatüübi tekkega hakkas sipelgaperel arenema endotermne — pesasisene soojusproduktioon haude arenguks optimaalse mikrokliima tagamiseks (näit. *F. execta*, *F. pressilabris*, *F. forsslundi* pesad). Evolutsioonis kõige kaugemale arenenud *Formica* s. str. liigid — laanekuklane (*F. aquilonia*), palukuklane (*F. polyctena*), arukuklane (*F. rufa*) jt. ehitavad pesi täielikult taimsest materjalist.

Osa sipelgaliike võivad elada oma loodusliku areali piires väga erinevates biotoopides (eurotoopsed liigid), osa on aga stenotoopsed (näit. laanekuklane elab ainult kuusikutes). Areali ja isegi biotoobi piires võime kohata sipelgapesade



vormis ja kujus väga suurt mitmekesisust.

Enamik autoreid on siiani arvanud, et kõik kuhilpesi ehitavad liigid teevad pesa kuju poolest selliseks, et päike-kiirgust paremini ära kasutada haudekambrites optimaalse soojusrežiimi tagamiseks. Oma uurimustes oleme leidnud, et eri evolutsioonitasemetel olevatel sipelgaliikidel etendab pesa kuju haudekambrites optimaalse mikrokliima tagamisel erinevat rolli. Alljärgnevalt vaatame pesade vormi ja kuju mitmekesisust, selle seost abiootiliste teguritega ning tähtsust pesade mikrokliima regulatsioonis evolutsiooni eri tasanditel olevatel sipelgaliikidel.

Pinnases, ilma maapealse kuhilata kaevendpesades elavad sipelgad on kõige ürgsemad ja asuvad nii morfoloogiliselt kui ka füsioloogilistelt tunnustelt sipelgate evolutsiooni madalamal arengutasemel (Wilson, 1971). Siia kuuluvad mitmed rautsiklaste (Myrmicinae) esindajad. Eesti sipelgatest elavad pinnases asuvates kaevendpesades osa rautsikuid (*Myrmica* sp.), rusklasteid (*Leptothorax* sp.) jt. Kuklastest ehitavad ilma kuhilata kaevendpesi hõreda taimestikuga liivikutes elavad ste-notoopseid liigid sametkuklane (*F. cinerea*), liivikukuklane (*F. rufibarbis*) ja eurotoopne raudkuklane (*F. fusca*). Pesakäigud ja haudekambrid kaevatakse pinnasesse. Haudekambrite temperatuur võrdub pesa ümbritseva pinnase temperatuuriga. Haude arenguks sobiv mikrokliima tagatakse: 1. Pesa asukoha valikuga — pesa ehitatakse liiginõudlustele vastavate niiskuse ja soojustingimustega biotoobiossa. Näiteks sametkuklane eelistab valgusrikast ja päikesest hästisoojendatud kuiva liivapinnasega puistuosa. Mitmed rautsiku liigid pesitsevad niiske pinnasega, mööduka varjukusega puistuosades ja rabas. 2. Haude ümberpaigutamisega sügavamatesse või pindmistesse pesakambritesse vastavalt sipelgate ja haude arengu temperatuurivajadustele (Buschinger, 1973). Mitmed pinnases elavad sipelgaliigid on kohastunud taluma suuri temperatuurikõikumisi. Katsepesa püstitingimustes kasvatatud rusklaste haude areng jäi pooleli või haue isegi hukkus (Buschinger, 1973). Mõned seda tüüpi pesi ehitavad sipelgapered rajavad oma pesad rohumätastesse või kõrgematesse pinnasekühmudesse, samuti kividele ja kändudele samblapolstri või puukoore alla. See võimaldab pesitsuskoha

soojustingimusi paremini ära kasutada, ühtlasi avarduvad võimalused haudele sobivaimate mikrokliimatingimuste leidmiseks.

Väljakaevatud liivast ja mullast ehitatud kuhilates elavad sipelgaliigid on astunud pesas haude arenguks püsivama mikrokliima tagamisel suure sammu edasi. 1. Pesakuhil võimaldab sõltuvalt kuhila kujust neelata 2 - 3 korda rohkem päikesekiirgust kui sama kuhila põhjapindalaga lame ketas (Andrews, 1927, 1932; Steiner, 1929). Mineraalsest materjalist tume kuhil neelab rohkem soojuskiirgust eriti hommiku ja õhtutundidel ning varakevadel, pikendades sellega pesas soodsama temperatuuriga arenguperioodi. Varakevadel, mil päike paistab madalalt, sulab lumi eelkõige sipelgate pesakuhilatelt. Tume kuhila pind neelab hästi soojuskiirgust ning pesa läbisoojenedes saavad sipelgad alustada elutegevust varem. 2. Pesakuhil täidab soojuslaofunktsiooni, neelates päeval suurel hulgal soojuskiirgust. Suure soojusmahtuvusega mineraalne pesamaterjal säilitab selle jahedateks öö ja hommikutundideks. Hommikul hakkab päike jahtunud pesa jälle soojendama (Andrews, 1927, 1932; Steiner, 1929; Kato, 1939). 3. Kuhil suurendab temperatuurigradiendi pesa maalustest pinnasekambritest kuni kuhila tipuosas kattekihi all asuvate haudekambriteni. See suurendab pesas haude arenguks optimaalseima mikrokliimaga kohtade valikuvõimalusi. Sellega on seletatav fakt, et vihmasel suvel ehitatakse niiskettesse kohtadesse kõrgeid, tornikujulisi kuhilpesi, mis on tingitud kõrgest pinnasevee tasemest ja jahedusest pesa alumistes kambrites. Haue kolitakse kõrgemale, pesa tipmistesse kambritesse, kus on soojem ja kuivem. Ka ehitamine pesa tipus intensiivistub. Kui va ning kuuma suvega tehakse kuhilad madalad ja lamedad, sest siis sobivad sipelgaile niiskuse ja temperatuuri poolest pesa sügavuses asuvad kambrid. Muldkuhikutes elavad mitmed rautsikud (*Myrmica* sp.), murelased (*Lasius* sp.), *Tetramorium caespitum*, ja ka mõned kuklased (*Formica* sp.). Füsioloogilist soojusproduktiooni pole neil täheldatud. Ööpäevane keskmine temperatuur haudekambrites on tunduvalt kõrgem keskmisest öhu- ja pinnasetemperatuurist (möödetuna samal sügavusel) tänu kuhila võimele neelata rohkem soojuskiirgust ja seda säilitada struktureeritud kuplis.

Osalise orgaanilise (taimse) materjaliga kuhilpesa omab

eelpoolkirjeldatud st. mineraalsest materjalist kuhila tekkega kaasnenud eelised: 1) võimaldab neelata rohkem soojuskiirgust, 2) täidab soojuslao funktsiooni, 3) võimaldab suurema temperatuurigradiendi teket pesa alumiste ja ülemiste osade vahel ning sellest tingitult ulatuslikumat valikuvõimalust haude arenguks soodsa mikrokliimaga piirkonna leidmiseks kuplis.

Kuiv, pesa pinnale kogutud taimne materjal isoleerib pesa haudekambrid. Orgaaniline katematerjal on madalama soojusjuhtivusega kui liiv ja muld. Seetõttu takistab taimne katematerjal pesakambritesse akumulatsioonid soojuse äraandmist. Samal ajal takistab kattekiht kuplis asuvate pesakambrite liigset läbisoojenemist. Seega avarduvad orgaanilise materjali kasutamise pesakuhila ehituses veelgi pesas erineva mikrokliimaga piirkondade valiku võimalused, eriti pesa niiskussrežiimi tagamisel. Muldpesades valdavad kõrge suhtelise niiskusega piirkonnad. Sipelgaliikidel, kes ehitavad pesakuhila osaliselt orgaanilisest ehitusmaterjalist, on pesas juba füsioloogilise soojusregulatsiooni elemente. Näiteks *F. execta* ja *F. fukaii* suurte peredega pesades püsib suveperioodil temperatuur ligilähedalt 25°C (Kato, 1939; Длусский 1980). G.M. Dlusski (1980) järgi ei esine ainevahetuslikul soojusprodukttsioonil baseeruvat termoregulatsiooni väikestes pesades. Optimaalne temperatuur tagatakse ainult kuhila kuju ja külgede kaldnurga muutmiseega langeva päikese kiirguse suhtes (Длусский 1967, 1980; Дмитриенко, Петренко 1976). Eelpoolnimetatud liikidel on pesakuhila kujul suur tähtsus haudekambrites optimaalse temperatuuri tagamisel. E.A. Andrews (1927, 1932) täheldas mitmel korral *F. execta* pesade varjupoolsetes haudekambrites kõrgemaid temperatuure kui päikesest soojendatud pesaosas. Tema rohked andmed ka keskmistes pesades ilmse füsioloogilise soojusprodukttsiooni olemasolule, kuigi tollal sellele ei viidatud. Kui ainevahetuslikul soojusprodukttsioonil baseeruv termoregulatsioon esineb suurte peredega pesades, peab see esinema ka keskmiste ja väikeste perede puhul, ainult viimased ei suuda tagada haudekambrites järglaste arenguks püsivat temperatuuri. Väikestes pesades ei jätku piisaval hulgal sipelgaid, aktiveerunud varuiseid ja toitu. Võrreldes suurte pesadega on väikestel pesadel ka jahtuv kuhila pind ülesköetava mahu suhtes väga suur. Samuti on väikestel pesadel haudekambrid isoleeriv kattekiht õhem.

Täielikult orgaanilisest materjalist ehitatud kuhilpesa on haude arenguks tagatava soojusregulatsiooni seisukohalt täiuslikuim pesatüüp. Mineraalse pesaainese kui soojust paremini juhtiva materjali asendumine soojust halvasti juhtiva ja heade isolatsiooniomadustega taimse materjaliga, viitab sellele, et päikese soojuskiirgusel ei saa enam olla primaarne funktsioon haudekambrites optimaalse soojustrežiimi tagamisel. Pesa soojustregulatsiooni seisukohalt muutub **p r i m a a r s e k s e n d o t e r m n e** — **s i p e l g a p e r e e n d a s o o j u s p r o d u k t s i o o n**.

Sipelgad koguvad kuiva, taimse pesaehitamiseks sobiva materjali kuhilasse. Viimase ehitamise, pesaainese korraastamise ja tsirkuleerumise käigus kujuneb kindla struktuuri ja kujuga pesakuhil, mis vastab pesa asukoha valgus- ja soojustingimustele. Lõhutud pesakuhil taastatakse samas kohas endise kujuga. Kuplis kujuneb jämedatest raagudest, puupurust vaigu ja sipelgate väljaheidetega tsementeeritud kambriline sisekoonus, kus kasvatatakse hauet. Seda katab okastest, raakestest, puupurust ja vaigust koosnev 5 - 10 cm (vanade pesade alumisel poolel isegi 15 - 30 cm) paksune väliskeskkonnast isoleeriv kattekiht. Maapealse kupli all paikneb mahukas maa-alune osa, kus viibivad varuisendid ja kus sipelgad talvituvad. Kuklasepesa ühendab endas mullaspaikneva pesaosa ja kuivast taimsest materjalist funktsionaalselt struktureeritud maapealse pesakupli. Sellega avardub tunduvalt haude arenguks ja muudeks eluavaldusteks sobiva mikrokliimaga piirkondade valiku võimalus.

Pesa ümbruse biotilised ja abiõtilised tingimused tagavad pere arengu. Nendest sõltub pesas asuva pere arvukus, juurdekasv ja soojustregulatsioon. Pesa ümbritsevad mikrokliima tingimused — soojust, valgus, pinnase ja õhu niiskus määravad pesade kuju ja vormi mitmekesisuse, samuti on algstiimuliks pere soojustregulatsioonis (Martin, 1975; **Мартин 1980 а,б**). Samal ajal tingib pere areng olulisi muutuseid ka pesa suuruses ja kujus. Noored, tekivad pesad on sümmeetrilise poolkera kujulised. Hiljem, kuhila kasvades, omandab pesa esialgu poollellipsoidi, hiljem paraboloidi kuju. Vanemad, varjukates metsaosades olevad kuhilad omandavad korrapärase kelluka kuju. Selline kuju tekib ainult ühtlaste valgus- ja soojustingimustega puistuosa-



des, kus sipelgate rajad lähtuvad sümmeetriliselt enam-vähem kõikidelt pesakülgedelt. Päikese soojuskiirgus, pinnase ning õhu niiskus ja teised välistegurid omavad peamist tähtsust sipelgapesade kuju mitmekesisuses. Nende tegurite mõju pesade struktuurile ja kujule on analoogiline kõikidel kuhilpesi ehitavatel sipelgaliikidel. Poolkerajas pesa on otstarbekas päikese soojuskiirguse neeldumise suhtes ja suurendab sellega mitmekordselt pessa akumuleeritava soojuse hulka (Forel, 1874; Andrews, 1927, 1932; Steiner, 1929; Kato, 1939). Sipelgapesa kuju vastavus teatud biotoobi osa valgus-, soojus- ja niiskus-tingimustele on tingitud: 1. Haude eest hoolitsejate sipelgate (ammede) hügro- ja termopreferendumist. See määrab nende endi ja haude asukoha pesas, samuti pesaehitajate tegevuskoha kuhilal. 2. Töösipelgate - ehitajate eelistingimustest, mis määravad nende tegutsemispiirkonna pesal. Ehitatakse alati kupliosal, kus on soojem ja asub haue. K. Herteri (1924) andmetel suudavad kuklased eristada kuni  $0,25^{\circ}$  temperatuurierinevusi. Temperatuuri- ja niiskusgradiendiga katsepesades on kindlaks tehtud, et sipelgatel on väga kõrgelt arenenud taju ka niiskus-ernevuste suhtes (Гриффель, 1939; Kirchner, 1964). Kuklaste haudekambrites on niiskus meie andmetel 85 - 92 %, haude kohal pesa pinnal on niiskus- ja temperatuuritingimused töösipelgatele samuti soodsamad. Atraktiivselt mõjub ehitajatele tõenäoliselt ka haudekambritest leviv lõhn. Need tingimused soodustavad madala temperatuuriga metsatingimustes eelisehitamist pesa tipul või päikesest paremini soojendatud pesaosal. Sellisel ehitades kujuneb pesa kõrgemaks, poolellipsoidi või paraboloidi kujuliseks, heterogeensetes tingimustes ehitatakse eelistatult päikesest paremini soojendatud pesakülge, mistõttu pesad kasvavad sageli põhiplaaniolt ovaalseteks pikiteljega soojema ilmakaare suunas (Martin, 1975).

Negatiivselt mõjub sipelgatele - ehitajatele ning nende tegevusele pesal õhu ja pesamaterjali kuivus. Seda tõestas G. Sherba (1963) F. opaciventrise pesde niisutamiskatsetest saadud ehitamiskäitumise intensiivistumise tulemustega. Ehitamise intensiivistamist kuklasepesadel võime täheldada ka peale nörka vihmasadu ja kõrgema õhuniiskusega perioodidel. Pärssivalt mõjub ehituskäitumisele nii madal kui ka kõrge temperatuur



pesa pinnal. Seda tõestab R. Lange (1959) katse kuklasepesa kohale asetatud elektrilambiga. Saadud tulemusi interpreteeriti mürmekoloogide poolt valesti, seostades seda sipelgate eesmärgipärase käitumisega soojuskiirguse paremaks ärakasutamiseks pesa kütmisel. Tegelikult tingis muutuseid pesa kujus lambi lähendamise ja tõstmisega esilekutsutud temperatuurimuutused pesa pinnal, millele reageerisid ehitajad muutustega käitumises. Lambi pesale lähendamisel tõusis temperatuur pesa pinnal üle sipelgatele optimaalse taseme ning sipelgad ei ehitanud enam tipust, vaid isegi lammutasid seda. Ehitamine jätkus madalamatel pesaosadel. Selle tagajärjel muutus pesa madalamaks ja lamedamaks. Lambi tõstmisel temperatuur langes pesal, eelisehitamine kandus tippu, kus oli soojem. Pesa tipmistesse kambritesse koondati ka haue. Analoogiline esineb looduslikes pesades. Metsa lõunaserval asuvad kuhilad või raiesmikele jäänud pesad saavad kestvalt otsest päikese kiirgust. Pesa pind kuumeneb  $40 - 60^{\circ}$ , ülemised haudekambrid  $30 - 40^{\circ}\text{C}$ . Eelistemperatuuri ülemine piir ulatub metsakuklastel ja nende haudel sõltuvalt õhuniiskusest  $28 - 31^{\circ}\text{C}$ . Sipelgate elutegevus, ka ehitamine kandub pesa varjupoolsele ossa. Selle tagajärjel muutubki pesa varjupoolne osa kõrgemaks, külg järsemaks. Pesa tipp nihkub varju suunas. Päikesepoolne pesakülg jääb aga madalamaks ja lamedamaks (Martin, 1975).

Ehitamine pesal ja pesa kuju on otseselt seotud temperatuuride erinevustega pesa alusel ja tipus, samuti kuhila eri külgedel ning sipelgate - ehitajate eelistemperatuurist dikteeritud käitumisega. Välistegurid mõjutavad nii pesa pinna soojus- ja niiskustingimusi kui ka haude paigutust kuhilas. Sipelgad ehitavad pesa neile eelistatud temperatuuri ja niiskustingimustega piirkonnas, mis langeb kokku haude asukohaga pesas. See tõttu kujunevadki metsa varjutingimustes enam-vähem sümmeetrilise paraboloidi <sup>või</sup> kellukakujulised tornpesad, valgusrikastel ja soojadel metsaservadel ebasümmeetrilised, varju suunas nihutatud tipu ja haudepiirkonnaga pesad. Oluline osa pesa kujude erinevustes on pinnase niiskuse režiimil. Niiske pinnasega kohtades väheneb oluliselt pesa maa-alune osa, kuhil kasvab see-eest kõrge torni kujuliseks. Kuivades, liivase pinnasega päikesest hästi soojendatud kohtades ehitab liivakuklane (*F. pratensis*) sageli

vaevumärgatava kuhilaga, põhiliselt pinnases asuva, orgaanilisest materjalist pesa.

Sipelgate evolutsioonis täiustus tööjaotus pere liikmete vahel. Sipelgapere eri polüetilisete rühmade vahelises tööjaotuses toimus kitsam spetsialiseerumine. See tagas kõrgematel sipelgatel ehituskäitumise keerustumise ja täiustumise. Kuklasted, kes ehitavad oma kuhilpesa täielikult taimsest materjalist, on saavutanud täiusliku pesatüübi haude arenguks tagatava optimaalseima mikrokliima seisukohalt. Evolutsiooniliselt varem väljakujunenud sipelgad, kes elavad pinnases, omavad väga piiratud võimalusi haude arenguks optimaalse mikrokliima tagamiseks. Suure eelise andis kuhilpesa teke. Kuhil võimaldab neelata rohkem päikese soojuskiirgust ja avardab valikut haude arenguks soodsama mikrokliimaga koha leidmiseks. Kuhilas mineeraalse materjali asendumine kuiva taimse pesaainesega, võimaldas kuklastel haudekambrid väliskeskkonnast paremini isoleerida. See võimaldas pesas endotermse — sipelgate ainevahetuslikul soojusprodukttsioonil baseeruva termoregulatsiooni arengu. Haudekambrate väliskeskkonnast perem isolatsioon, pere endotermne soojusprodukttsioon ja käitumuslik termoregulatsioon tagavad kuklasepesades kogu aktiivsuspriodil püsiva mikrokliima, mis loob tingimused mitme järglaste põlvkonna arenguks.

#### Kirjandus

1. Andrews, E.A., 1927. Ant-mounds as to temperature and sunshine. *Journal of Morphology and Physiology*, 44: 1-20.
2. 1932. An ant hill. *The Scientific Monthly*, 34: 97-114.
3. Buschinger, A., 1973. The role of daily temperature rhythms in brood development of ants of the tribe Leptothoracini (Hymenoptera: Formicidae). *Eff. Temp. Ectothermic Organisms*, Berlin e. a.: 229-232.
4. Forel, A., 1874. *Les fourmis de la Suisse*. Société Helvétique des Sciences Naturelles, Zurich. iv + 452 pp.
5. Herter, K., 1925. Untersuchungen über den Temperatursinn einiger insekten. *Zeitschrift für vergleichende physiologie*, 1: 221-288.
6. Kato, M., 1939. The diurnal rhythm of temperature in the mound of an ant, *Formica truncorum truncorum* var. yes-

- sensis Forel, widely distributed at Mt. Hakkoda. Science Reports of the Tohoku Imperial University, 14, 1: 53-64.
7. Kirchner, W., 1964. Jahreszyklische Untersuchungen zur Reservesstoffspeicherung und Überlebensfähigkeit adulter Waldameisenarbeiterinnen (Gen. Formica, Hym. Formicidae). Zool. Jb. Physiol., B. 71, 1: 1-72.
8. Lange, R., 1959. Experimentelle Untersuchungen über den Nestbau der Waldameisen. Nesthügel und volkstärke. Entomophaga, IV, 1: 47-55.
9. Martin, A.-J., 1975. Laanekuklase (*Formica aquilonia* yarr.) pesade kuju ja orienteeritus sõltuvalt asukoha tingimustest. ENSV Tead. Akad. Toimetised. Bioloogia, 24, 2: 108-117.
10. Scherba, G., 1963. Population characteristics among colonies of the ant *Formica opaciventris* Emery (Hymenoptera: Formicidae). Journal of the New York Entomological Society, 71: 219-232.
11. Wheeler, W.M., 1910. Ants: Their structure, development and behavior. Columbia University Press, New York.
12. Wilson, E.O., 1971. The Insect Societies. Cambridge, Massachusetts.
13. Гринфельд Э.К., 1939. Экология муравьев заповедника "Лес на Ворскле" и его окрестностей. Учен. зап. ЛГУ, 28: 207-257.
14. Длусский Г.М., 1967. Муравьи рода формика, М.
15. 1980. Температурный режим в гнездах некоторых видов и пути эволюции терморегуляции у муравьев рода формика. Физиологическая и популяционная экология животных, 6/8: 13-36.
16. Мартин А.-И., 1980. Весенняя терморегуляция в гнездах северного лесного муравья. 1. Пассивное прогревание гнезда. Изв. АН ЭССР. Биология, 29, 2: 103-108.
17. 1980. Весенняя терморегуляция в гнездах северного лесного муравья. 2. Активное разогревание гнезда. Изв. АН ЭССР. Биология, 29, 3: 188-197.

## ELU VORMI TEOORIA

Tõnu Oja

Teooria ja praktika on lahutamatud.

Elu olemasolu ainus võimalus on avalduda mingite teatud vormi järgi realiseerunud figuuridena.<sup>1,2</sup>

Me võime elu tunnetada vaid neid figuure tajudes.

Tajumise võtteid on mitmeid - nägemine<sup>3</sup>, kompimine j.m.t.

Kompimiseks sobivaid organeid on palju, nende üheaegse tarvituse võimalus sõltub tarvitaja koordineeritusest. Eriti kohased on närviretseptoritega tihedalt varustatud, nn. tundlikud organid.

Elu tundmiseks on teadus vaid üks võimalus. Tundsaamise ajendeid on mitmeid - huvi, mõnu jne.

Orgaanilisi figuure võib tajuda ka ositi s.o. mitteteraviklike süsteemide<sup>4</sup>, näit. kudede või organite kaupa.

Nii mõnedki elu vormid on ümarad, soojad, pehmed, siledad v.m.t.

Vormi tunnetamine ei tohi üldreeglina olla traumeeriv<sup>5</sup>.

1. K. Kull. Kogumikus: Orgaanilise vormi teooria, Tartu, 1984, lk. 11-13.
2. S. Tšebanov, ibid., lk. 27.
3. T. Bachmann, ibid., lk. 104-107.
4. M. Viikmaa, ibid., lk. 6-10.
5. R. Mänd, ibid., lk. 54.

# ТЕОРИЯ ОРГАНИЧЕСКОЙ ФОРМЫ

## Содержание

М. Вийкмаа	Типы и уровни биологической организации	6
К. Куллъ	Теоретические задачи в морфологии	II
П. Вероманн	О формировании основных понятии морфологии	I4
А. Палумаа	О проблеме органической формы	I9
С. Чебанов	Представление о форме в естествознании и основы общей морфологии	25
И. Пуура	Морфометрический анализ в палеонтологии	4I
Р. Мянд	Популяционная морфология и экология: связи и методологические проблемы	52
Т. Фрей	Об экоморфологии и экологической генетике	58
М. Реммел	Парадигм Бэра или должна ли рефлексия морфогенеза соответствовать собственному времени морфогенеза	62
Т. Тийвель	О морфологических критериях ограничиваия организмов	73
М. Лийдя	О применении теории сходства в биологии	77
Дж.Т. Теенет	О феномене симметрии органической формы в свете принципа структурности	84
В. Реебен	О стратегии решения алгебраических уравнений как возможной основы теоретической биологии	94
Т. Бахманн	Микрогенез формы в зрительном восприятии	I04
У. Сутроп	Бактериальные узлы растений	I08
Х. Каллак	О моделировании морфогенеза растений in vitro	II2
Дж. Фрей	Морфогенетические концепции обосновывающие фенотипическую изменчивость листьев	II8
Ю. Коллист	Некоторые аспекты морфогенеза корней растений	I28
К. Мёллер, А. Ляэнелайд, В. Реебен	О математическом описании хода роста в высоту сосны и лиственницы и о возможной его связи с формами хвойных	I35
Р. Сикут	Антиген Н-У-индуктор морфогенеза	I45
С. Вероман	О нормальном и патологическом хрусталике глаза	I48
А.Й. Мартин	Разнообразии формы муравейников, их адаптивность к экологическим условиям и связь с тепловым режимом	I56
Т. Оя	Теория формы жизни	I65



# Theory of Organic Form

## Contents

M. Viikmaa	The types and levels of biological organization	6
K. Kull	Some theoretical problems in morphology	11
P. Veroman	On the formation of basic terms in morphology	14
A. Palumaa	Some questions about the organic form	19
S. Cshebanov	The comprehension of form in natural sciences and the foundations of general morphology (in Russian)	25
I. Puura	The morphometric analysis in paleontology	41*
R. Mänd	The population morphology and ecology: connections and methodological problems	52
T. Frey	On ecomorphology and ecological genetics	58
M. Rimmel	The paradigm of Baer or must the reflection of morphogenesis follow the eigentime of morphogenesis	62
T. Tiivel	On the morphological criteria of demarcating organisms	73
M. Liidya	On the applications of the similarity theory in biology	77
J.T. Teevet	On the phenomenon of organic form symmetry considering the structurality principal	84
V. Reeben	On the strategy of solving algebraic formula as one of the possible basis of theoretical biology	94
T. Bachmann	The microgenesis of form in visual perception	104
U. Sutrop	The bacterial knots of plants	108
H. Kallak	On the modelling of plant morphogenesis in vitro	112
J. Frey	Some morphogenetic concepts explaining the phenotypic variability in leaves	118
Y. Kollist	Some aspects of plant root morphogenesis	128
K. Lykhmus,	R. Lasn Ecomorphological analysis of the root system of Norway spruce	130
K. Möller, A. Läänelaid, V. Reeben	The mathematical description of the height growth of pine and larch; its possible connections with the forms of conifers	135
R. Sikut	The antigene H-Y: the inductor of morphogenesis	145
S. Veroman	On the normal and pathological lens of the eye	148
A.J. Martin	The variability in shape and form of ants' nests; adaptivity to ecological conditions and connection with the temperature regime of the nests	156
T. Oya	Theory of life form	165

Академия наук Эстонской ССР. Институт зоологии и ботаники.  
Теория органической формы. На эстонском, русском и англий-  
ском языках. Редакционно-издательский совет АН ЭССР, Таллин.

Toimetaja T.Oja. Trükkida antud 20.03.84. MB-03332.

Paber 60x84/16. Trükipoognaid 10,5. Tingtrükipoognaid 9,77.

Arvestuspoognaid 9,32. Tiraaz 400. Tellimuse nr.66. Hind 1.40 kop.

ENSV TA rotaprint, Tallinn, Estonia pst.7.

Hind 1.40 kop.